LE BOTANISTE

LE BOTANISTE

DIRECTEUR : M. P.-A. DANGEARD

PROFESSEUR DE BOTANIQUE

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE POITIERS

SIXIÈME SÉRIE

1898

PRIX DE L'ABONNEMENT A LA SÉRIE DE SIX FASCICULES

16 francs pour la France. — 18 francs pour l'Etranger



A LA DIRECTION, 34, RUE DE LA CHAINE

POITIERS

ET CHEZ TOUS LES LIBRAIRES

6e SÉRIE. 26 Mars 1898.

LE BOTANISTE

Directeur . M. P.-A. DANGEARD

DOCTEUR ÈS SCIENCES, LAURÉAT DE L'INSTITUT

Professeur de Botanique a la Faculté de Poitiers

1er FASCICULE

SOMMAIRE

PRIX DE L'ABONNEMENT A LA SÉRIE DE SIX FASCICULES

16 francs pour la France. — 18 francs pour l'Etranger



DIRECTION : 34, Rue de la Chaîne, POITIERS

PARIS
J.-B. BAILLIÈRE
Rue Hautefeuille, 19

LONDRES
DULAU & Cie
Soho Square, 37

BERLIN
FRIEDLANDER & SOHN
N. W. Carlstrasse, 11

L'INFLUENCE

DU

MODE DE NUTRITION

DANS L'ÉVOLUTION DE LA PLANTE

Par P.-A. DANGEARD

Les progrès accomplis au XIXe siècle dans toutes les branches de la Botanique, ont eu pour résultat de multiplier les points de rapprochements entre le règne animal et le règne végétal (1).

Les découvertes les plus récentes sur la cellule, sur les phénomènes intimes de la fécondation, sur le développement des organismes inférieurs, tendent toutes à nous faire admettre une origine commune pour les deux règnes. Il est dès lors intéressant de rechercher cette origine, de se demander lequel des deux règnes a précédé l'autre, d'essayer d'entrevoir la cause qui a provoqué la distinction en animaux et végétaux. On peut se demander pourquoi il y a eu ainsi deux courants principaux qui, partant d'une même source, s'éloignent l'un de l'autre, accentuent leurs différences et donnent finalement des êtres

(1) J. Sachs : *Histoire de la Botanique*, traduction Henri de Varigny, Paris, 1892.

aussi dissemblables par leur organisation et leur manière d'être, que les plantes supérieures et les vertébrés.

Lorsque la pluie tombe sur un de ces hauts plateaux qui séparent deux bassins, c'est une simple différence de niveau qui détermine la direction que prendra la goutte d'eau allant se perdre dans la Méditerranée ou l'Océan; trouvons-nous quelque chose d'analogue au début des deux règnes?

Nous répondons par l'affirmative; nous pensons que la différenciation en animaux et végétaux correspond aux différences qui se sont manifestées au début de la vie dans le mode de nutrition.

Il peut paraître téméraire de poser la question dans ces termes : nous croyons cependant qu'elle ne peut blesser aucune conviction; la marche de l'évolution tout entière repose sur des idées du même genre : sélection naturelle, adaptations diverses; nous nous bornons à faire intervenir d'une manière plus directe un facteur dont l'importance semble avoir été trop négligée jusqu'ici.

Ce n'est pas d'ailleurs la première fois que nous formulons cette idée (1); elle n'a pas été sans avoir eu déjà quelque influence sur la classification; nous voulons, s'il se peut, entraîner la conviction; nous désirons tout au moins développer notre pensée assez clairement et assez explicitement pour qu'on n'ait plus l'excuse de nous avoir mal compris.

S'il devenait prouvé que l'organisation générale de la plante a été commandée par le « mode de nutrition », nous n'aurions plus la même difficulté à faire admettre son rôle et sa signification à l'origine de la vie; nous allons donc essayer cette démonstration.

Nous n'ignorons pas sur quel terrain nous nous aven-

(1) P.-A. Dangeard : *Notice bibliographique sur nos publications en botanique* (Le Botaniste, 4e série, janvier 1895).

turons ; nous nous y sommes engagé presque malgré nous ; en voulant écrire quelques pages d'introduction à un Traité des Champignons, des questions se posaient les unes après les autres et demandaient une réponse. Nous avons cherché les solutions ; nous croyons en avoir trouvé quelques-unes et nous les soumettons à nos lecteurs ; la plupart sont des collègues dans l'enseignement des Universités; ils nous aideront par leurs critiques à faire la part de ce qu'il peut y avoir d'exact et d'utile dans ce mémoire.

Nous aurions voulu donner une place plus grande à la bibliographie ; dans ce but, nous avons parcouru un grand nombre d'ouvrages consacrés à l'évolution, ceux de Darwin, Hæckel, L. Agassiz, de Quatrefages, Spencer, Delage, Perrier, Saporta et Marion, Werworn, Le Dantec, etc.

Les tendances de quelques-uns de ces livres sont nettement matérialistes : nous avons le vif désir que nos idées sur l'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante ne puissent encourir le même reproche.

Aucun des auteurs dont nous venons d'énumérer les noms ne s'est placé au même point de vue que nous, ou, s'il l'a fait, c'est à notre insu. Si certaines de nos conclusions se rapprochent de celles qui ont été formulées par Spencer dans ses « Principes de biologie », on voudra bien reconnaître que nous y sommes arrivé par une voie différente et qui nous est personnelle.

Influence du mode de nutrition.

L'ensemble des végétaux est formé par deux séries d'importance inégale.

La première comprend les plantes dépourvues de chlorophylle : elle est composée des Champignons et de la presque totalité des Bactériacées.

La seconde renferme toutes les plantes colorées en

vert par la chlorophylle : ce sont les Algues, les Muscinées, les Cryptogames vasculaires, les Gymnospermes et les Angiospermes.

Dans les deux séries, la nutrition est superficielle : la digestion et l'absorption ont lieu au contact des surfaces externes ; l'organisme n'introduit à son intérieur que des substances à l'état liquide ou gazeux qui sont ensuite modifiées au sein du protoplasma et incorporées à sa masse.

La nutrition superficielle est un caractère commun à toutes les plantes, de même que la structure cellulaire est un caractère commun à tous les êtres vivants ; mais, tandis que les Champignons ne possèdent que ce mode de nutrition, les plantes à chlorophylle ont, en outre, une nutrition dite « holophytique » ; elle leur permet de fixer dans leurs tissus le carbone de l'air sous l'influence des rayons solaires.

Ces différences dans la nutrition ont déterminé des différences considérables dans l'évolution des deux séries ; elles ont produit deux types d'organisation qui s'éloignent à tel point l'un de l'autre que certains auteurs font des Champignons ou Mycètes un règne à part.

A. — LA SÉRIE INCOLORE

Les Champignons, ne possédant pas de chlorophylle, se sont trouvés dans un état d'infériorité manifeste ; le progrès chez eux ne pouvait venir que d'un *perfectionnement* de la nutrition superficielle et d'un *accroissement* de la surface d'action.

La nutrition s'est ainsi trouvée fonction : 1° de l'étendue de la surface du corps par rapport à son volume ; 2° de la richesse du milieu nutritif ; 3° de l'activité digestive de cette surface.

La première condition s'est montrée la plus impor-

tante ; c'est elle qui a déterminé l'organisation générale de l'appareil végétatif du mycète.

Le corps, dans les Champignons qui se rapprochent le plus du type primitif, est sphérique ; c'est une conclusion qui s'impose à la suite de nos observations sur les Champignons inférieurs.

Nous pouvons donc rechercher comment les espèces sphériques primitives ont pu se modifier dans le courant de l'évolution et essayer d'en déterminer les causes.

Constatons tout d'abord l'impossibilité où se sont trouvés les Champignons d'évoluer en augmentant indéfiniment leur surface sans changer leur forme.

On sait, en effet, que dans la sphère, les surfaces croissent proportionnellement au carré du rayon, alors que les volumes augmentent proportionnellement au cube du rayon ; cela ressort des deux formules : surface sphère $= 4 \pi R^2$; volume sphère $= 4/3 \pi R^3$.

Il en résulte que la forme sphérique n'est avantageuse pour l'espèce que si le diamètre reste faible : l'accroissement de la surface d'absorption, loin de constituer un avantage au point de vue de la nutrition, place l'organisme dans des conditions de vie d'abord moins avantageuses, puis impossibles.

Aussi voyons-nous que tous les Champignons à forme arrondie, ovale ou ellipsoïde, se présentent avec de faibles dimensions ; leur diamètre, comme celui des Sphérites, des Nucléophages (1), des Olpides, etc., oscille en général entre 30 et 80 μ. Pour que cette taille puisse être dépassée, il faut des conditions particulières : c'est alors qu'interviennent les deux autres facteurs intéressant la nutrition générale de l'organisme, à savoir la richesse du milieu nutritif et l'activité plus grande de la digestion. C'est ainsi

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les parasites du noyau et du protoplasma* (Le Botaniste, 4e série, 6e fascicule, 1896).

que les *Synchytrium* qui réalisent un des termes extrêmes de l'accroissement en volume sous la forme sphérique, arrivent à atteindre un volume de 150 à 200 μ. L'individu, dans ce genre, est placé au milieu d'une cellule nourricière qui renouvelle sans cesse son protoplasma aux dépens des cellules environnantes : il y a là un milieu nutritif par excellence; quant au pouvoir digestif, il doit être considérable, si l'on en juge approximativement par le degré d'irritation parasitaire qui se manifeste par une hypertrophie locale.

L'observation est d'accord avec le raisonnement pour établir que, par suite du mode de *nutrition superficiel,* la différenciation du mycète sous la forme sphérique s'est trouvée limitée.

La forme cylindrique permettait une différenciation plus complète de l'appareil végétatif; dans le cylindre, le diamètre seul change le rapport entre la surface du corps et son volume; la longueur n'a aucune influence ; c'est ce qui ressort des formules : surface cylindre $= 2 \pi R \times H$; volume cylindre $= \pi R^2 \times H$. Il y avait là une voie tout indiquée dans laquelle le mycète s'est engagé, et il l'a parcourue avec tous les perfectionnements qu'elle comportait ; cette considération nous fournit une réponse à beaucoup de questions qui, sans elle, resteraient insolubles.

Le diamètre des cordons mycéliens s'est trouvé naturellement limité comme pour la forme sphérique : il s'est établi également dans chaque espèce, et pour la même raison, un diamètre moyen en rapport avec la richesse du milieu nutritif et l'activité digestive.

C'est ainsi que les plus gros cordons mycéliens ne dépassent guère 60 μ ; on trouve ce cas réalisé dans les *Achlyogeton*, les *Myzocytium*, etc. ; ce résultat n'est obtenu que grâce à un parasitisme s'effectuant dans les cas les plus favorables à la nutrition ; dans les conditions

ordinaires, ces dimensions sont trop grandes ; le rapport entre la surface d'absorption et le volume est trop faible : aussi le diamètre des tubes mycéliens n'atteint guère en général que 10 à 20 μ et il est souvent beaucoup plus faible.

Si le diamètre des tubes n'a pu dépasser certaines dimensions, il n'en est pas de même de la longueur ; une fois le rapport établi dans le cylindre entre le volume et la surface absorbante, la longueur peut s'accroître indéfiniment sans changer ce rapport ; c'est par ce moyen que les Champignons ont augmenté leur masse totale dans des proportions considérables qui n'ont souvent pour limite que l'épuisement du milieu nutritif.

Le secret de l'organisation si particulière des Champignons est là : le système végétatif est formé par des filaments simples ou ramifiés ; les tubes pourront rester continus ou se cloisonner ; ils pourront conserver leur indépendance, s'accoler en rhizomorphes ou s'agglomérer en stromes.

D'autres différences tiennent à une adaptation secondaire. Si nous considérons les hyphes d'un *Peronospora* circulant dans les espaces intercellulaires d'un tissu, nous pouvons prévoir la nécessité d'organes spéciaux venant assurer la nutrition superficielle ; en effet, les tubes mycéliens ne pourraient que très difficilement et très imparfaitement emprunter directement aux cellules, à travers leur membrane, la nourriture qui leur est nécessaire : c'est alors qu'interviennent les suçoirs, simples ou ramifiés, qui pénètrent dans ces cellules, plongent dans le protoplasma nourricier et se mettent au contact du noyau. La même nécessité physiologique a entraîné la formation d'organes semblables dans des familles aussi éloignées que le sont les Péronosporées, les Urédinées et les Erysiphées : ce simple fait montre bien l'importance de la nutrition sur la formation des organes ; il

montre également que, pour des conditions identiques, l'organe produit a été de même nature.

On pourrait en dire autant sans doute du système nourricier des Chytridiacées épiphytes; seulement, comme le gain à réaliser est relativement considérable, les filaments suçoirs ont un diamètre très faible et par suite une surface absorbante très grande par rapport au volume du parasite; de cette façon, une partie de la surface totale, celle du sporange, a pu rester inactive.

Nous allons voir maintenant quel a été le résultat des *différences d'activité* dans le fonctionnement des surfaces absorbantes aux divers points de l'organisme.

Chez les formes sphériques primitives, ces différences sont nulles : la surface digestive s'accroît également dans tous les points; il ne s'établit pas davantage de différence dans le protoplasma du corps; tous les noyaux se ressemblent et ont une valeur égale. Lors de la formation des éléments reproducteurs, tout le protoplasma et tous les noyaux sont utilisés; il se produit une simple fragmentation; la mort, en tant que *destruction* du protoplasma et des noyaux, ne semble pas exister encore : ces espèces sont immortelles (1).

Cela n'existe plus lorsqu'on envisage les formes cylindriques qui ont succédé aux premières; la surface a continué encore quelque temps à s'accroître dans tous ses points à la fois; les avantages signalés plus haut persistent; mais cela n'a eu que peu de durée. Nous voyons que de bonne heure, dans l'évolution, le mycète a limité son accroissement aux extrémités du corps; de la sorte, il a pu épaissir ses membranes en arrière et renouveler constamment sa surface active en avant. A

(1) La mort par accident, qui est d'une fréquence extrême chez tous les organismes inférieurs, est ici hors de question.

mesure que le filament mycélien s'allonge, l'action des surfaces anciennes sur les aliments s'émousse, diminue et peut finir par disparaître ; mais de nouvelles se forment constamment et entrent en activité aux extrémités du thalle.

Ce simple fait semble avoir produit une répercussion considérable sur l'organisme tout entier. En effet, la nutrition superficielle ne peut se faire normalement dans les parties anciennes, la membrane est épaissie, usée, incapable de fonctionner régulièrement ; il en résulte qu'une distinction tend à s'établir dans la masse du protoplasma et dans les noyaux ; c'est seulement aux extrémités en voie de croissance que la vitalité se maintiendra dans son intégrité, maintenue et conservée par une nutrition régulière, alors que dans les parties plus âgées, cette vitalité tend à disparaître par une diminution progressive suivie d'une disparition plus ou moins complète de la nutrition.

C'est là, selon nous, la cause pour laquelle le protoplasma n'a pas conservé partout ses attributs primitifs, c'est-à-dire l'immortalité ; celle-ci est restée l'apanage des organismes les moins différenciés ; la mort s'est introduite dans l'organisme, au courant de l'évolution, par une *inégalité de nutrition*, et cette dernière elle-même résulte d'une *localisation* de la fonction, en vue d'un perfectionnement de l'être.

Si l'*inégalité* de nutrition est bien la cause de la séparation du protoplasma en parties d'inégale valeur dont les unes continuent à vivre, alors que les autres se détruisent, nous devons admettre que, dans les cas où la nutrition s'opère également bien partout, la séparation n'a pas lieu.

Comparons à ce point de vue les Bactériacées aux Champignons ; les résultats en sont instructifs.

Chez les Bactériacées, les formes sphériques restent naturellement en dehors de la question comme dans les

Champignons ; elles sont immortelles ; il ne se produit pas d'inégalité dans la nutrition et par suite de différences dans la nature et le sort ultérieur du protoplasma. Les formes filamenteuses seules peuvent être comparées au système végétatif des Champignons ; or, chez les Bactériacées, l'accroissement n'est pas localisé aux extrémités ; il continue à se faire également dans tout l'ensemble; le protoplasma est donc soumis partout à des conditions identiques quant à l'activité de la surface digestive ; aussi n'observe-t-on pas de différences dans la manière dont se comportent les divers éléments au point de vue de la nutrition superficielle ; la division est seulement plus ou moins rapide selon la richesse du milieu nutritif ; la mort naturelle est inconnue dans ce groupe : c'est ce que nous voulions établir.

Nous allons rechercher maintenant si quelques champignons, dans la série ascendante, ne présentent point, par exception, un mode d'accroissement semblable à celui des espèces primitives ; si, comme dans ces dernières, la nutrition continuait à s'y faire également par toute la surface, elles devraient, dans le cas où nos idées seraient justes, jouir elles-même de l'immortalité ou tout au moins d'une grande longévité.

Considérons à ce point de vue les éléments de la Levure : ce sont des cellules ovales ou arrondies ; on y trouve sous la membrane une couche pariétale de protoplasma renfermant un noyau nucléolé et limitant une grande vacuole. A un moment donné, on voit apparaître à la surface un bourgeon qui se trouve rattaché à la cellule-mère par un petit pédicule ; le noyau de la cellule-mère se divise, et l'un des noyaux, s'engageant dans le pédicule, se rend dans la cellule-fille ; celle-ci grossit, se détache de la cellule-mère, mène une vie indépendante et bourgeonne à son tour ; le bourgeonnement est d'autant plus actif que le milieu nutritif est lui-même plus

favorable au développement. En somme, il n'y a guère de prise à une inégalité dans la nutrition pour chaque cellule considérée en particulier; théoriquement, nous ne voyons aucune raison pour que la mort survienne.

Il est assez probable cependant qu'elle se produit au bout d'un temps plus ou moins long pour toute cellule-mère, parce que l'on conçoit fort bien que la membrane ne se renouvelant pas comme dans les espèces primitives à sporange, elle ne puisse plus au bout d'un certain temps remplir ses fonctions; il n'en reste pas moins établi que la proportion de substance vivante immortelle est, dans ces organismes, énorme par rapport à la substance présumée mortelle.

Il nous est même impossible, en ce qui concerne les Levures, d'affirmer que la mort est nécessaire, car l'argument fourni plus haut n'a qu'une valeur relative ; à un certain moment, en effet, les membranes peuvent se renouveler; sous la membrane primaire, la cellule-mère se divise en plusieurs cellules-filles, munies chacune d'une membrane de nouvelle formation. Observerait-on directement une destruction de cellules, au bout d'un certain nombre de générations, comme dans les cas de sénilité cités par Maupas chez les Infusoires (1), qu'il serait toujours possible d'incriminer le milieu nutritif et les conditions de l'expérience.

On peut donc affirmer que, si la Levure n'est pas immortelle, elle a du moins la possibilité de l'être.

En cherchant bien, peut-être trouverait-on d'autres cas analogues; il n'est même pas impossible que la notion d'immortalité puisse s'appliquer à certaines phases d'un organisme : je veux parler des conidies bourgeonnantes des Ustilaginées qui, comme l'a montré Brefeld, peuvent

(1) Maupas : *Recherches expérimentales sur la multiplication des infusoires ciliés* (Archiv. Zool. expér. et génér., 2e série, VI).

se multiplier à la façon des Levures (1). Toutefois il faut bien reconnaître que l'argument tiré de l'usure de la membrane d'enveloppe conserve ici toute sa valeur, car, pour ces conidies, on n'a pas observé de formations analogues aux asques ; pour admettre une immortalité possible, il faudrait qu'à un moment donné, tout le protoplasma d'une conidie passât, avec son noyau, dans le nouveau bourgeon.

Revènons maintenant à l'influence qu'a pu avoir chez les Champignons l'inégalité de nutrition aux divers points du filament mycélien ; on peut s'expliquer d'abord assez facilement la façon dont elle a pris *naissance*. Supposons un organisme mycélien filamenteux dans un milieu nutritif non parcouru par des courants tendant à le maintenir constamment homogène ; la croissance n'aura pas lieu ou sera très réduite dans les parties anciennes où l'aliment fait défaut ; elle se localisera dans les parties terminales où l'aliment est présent et sollicite l'organe. L'accroissement terminal et centrifuge s'est ainsi substitué peu à peu et plus ou moins complètement à l'accroissement intercalaire. Ces différences dans la nutrition aux divers points des tubes mycéliens se sont traduites naturellement par une inégalité dans la composition du protoplasma et des noyaux ; c'est aux extrémités des tubes en voie de croissance que se trouve en général le protoplasma le plus dense, le plus homogène, le plus sensible aux réactifs colorants ; c'est là également que les noyaux sont le plus riches en chromatine et conservent le pouvoir de se diviser indéfiniment ; c'est à partir de ce moment que se produit la différence entre l'appareil reproducteur et l'appareil végétatif qui va s'accentuant de plus en plus ; certains noyaux, avec le protoplasma qui les contient, se séparent de la masse commune et donnent naissance

(1) Brefeld : *Botanische Untersuchungen über Hefenpilze*, Heft V, Die Brandpilze, Leipzig, 1883.

aux éléments reproducteurs. Cette distinction n'est pas sans entraîner quelques destructions partielles : c'est ainsi que, dans les Mucorinées, sous les sporanges qui renferment les spores, nous trouvons dans la columelle et le tube fructifère une assez grande quantité de noyaux accompagnés d'un peu de protoplasma, le tout destiné à disparaître. On ne peut pas dire que cette partie de l'individu meurt, parce qu'elle est d'une autre nature que le reste ; si elle pouvait, par la nutrition, réparer ses forces, elle continuerait de vivre. La preuve en est fournie par les *Achlya* et les *Saprolegnia ;* le protoplasma et les noyaux, abandonnés sous la cloison, lors de la formation du sporange, ne meurent pas ; le système végétatif fournit de nouveaux éléments qui s'ajoutent à ces derniers ; un second sporange se développe à l'intérieur du premier ou latéralement.

En général, un grand nombre d'éléments nucléaires avec le protoplasma qui les entoure se trouvent détruits dans le système mycélien d'un champignon, mais c'est toujours par un défaut de nutrition qui résulte soit de l'épuisement du milieu, soit de la disposition des organes.

Il y a aussi la *lutte pour la vie* qui s'exerce à l'intérieur de l'organisme lui-même, comme entre les espèces.

Les résultats de ce nouveau facteur sont d'autant plus importants que la différenciation est plus avancée ; ses effets sont surtout manifestes dans les Champignons à structure cloisonnée : la nutrition inégale a produit des différences dans la composition du protoplasma et celle des noyaux ; les diverses portions du corps ont acquis des énergies différentes ; elles persistent même en l'absence de la cause première qui les a provoquées : c'est ainsi que les cellules terminales peuvent, en dehors d'un milieu nutritif, conserver leurs propriétés ; elles empruntent leurs matériaux aux cellules voisines qui s'épuisent de plus en plus. Les phénomènes d'osmose expliquent ce

mouvement des substances nourricières vers les extrémités en voie de croissance ; il en résulte que, dans un système cloisonné, la vie se concentre aux extrémités des tubes, elle abandonne peu à peu les parties anciennes ; celles-ci perdent leur protoplasma ; les noyaux eux-mêmes finissent par se désagréger, après avoir cédé la plus grande partie de leur substance. La mort partielle des éléments de la plante se produit non seulement parce que ces éléments n'ont plus les aliments à leur portée ou ne peuvent plus les utiliser, mais surtout parce que leur propre protoplasma a servi à la nourriture d'autres éléments plus vigoureux ; ces derniers qui, dans la majorité des cas, occupent l'extrémité des rameaux conservent les propriétés de l'espèce et les transmettent à des spores que l'on peut distinguer en zoospores, conidies, oïdies, etc.

Nous venons de voir l'influence du mode de nutrition sur la *forme* du thalle, sur ses *dimensions*, sur sa *croissance*, sur la *destinée* de ses éléments, sur la *formation* des corpuscules reproducteurs de nature asexuelle ; mais d'où vient la sexualité ?

Le développement d'un champignon peut comporter en effet non seulement l'existence d'individus produisant des spores (sporophytes), mais aussi celle d'individus portant des gamètes (gamétophytes).

Il semble que si la nutrition eût été assurée d'une manière constante aux espèces, la sexualité n'existerait pas, du moins telle que nous la connaissons, or, tout au contraire, les individus ont à compter sur de longues périodes de jeûne, soit que le milieu dans lequel elles se trouvent se dessèche ou s'épuise ; pour parer à ce danger, le premier moyen employé a été l'enkystement. Les organismes primordiaux sont très probablement dépourvus de sexualité ; ils ne possèdent que des kystes dont la vitalité se conserve pendant des mois et des années, en l'absence de toute nourriture ; ce moyen de protection est loin d'être parfait

cependant, car, dans les kystes, ce sont des individus atteints par l'épuisement progressif du milieu, qui doivent s'arranger de manière à supporter une longue privation de nourriture : ils représentent en général le dernier terme d'une végétation languissante : ce sont de mauvaises conditions pour la conservation et le perfectionnement de l'espèce. Il n'est donc pas étonnant de constater que, dans les groupes où l'enkystement assure seul la perpétuité de l'espèce, l'évolution est lente et de très faible amplitude ; il suffit de citer les Bactériacées, Cyanophycées, Myxomycètes, etc.

Or, si nous envisageons la sexualité aux divers niveaux où elle apparait, on voit qu'elle remplace ou supplée l'enkystement, qu'il s'agisse des Algues ou des Champignons. Avant de passer à l'état de repos, le protoplasma ne trouvant pas dans son milieu les réserves qui lui sont nécessaires pendant la période de jeûne, procède par « autophagie » ; deux individus se mangent réciproquement pour le bien commun. La sexualité est si générale, elle s'effectue dans des conditions tellement identiques chez les animaux et les végétaux, qu'elle doit avoir eu sa source dans une nécessité de premier ordre comme celle qui vient d'être indiquée ; par ses caractères, elle rappelle encore exactement les phénomènes de nutrition qui l'ont rendue nécessaire ; il y a une addition de substance, une incorporation de protoplasma par un autre. Que l'on observe la reproduction sexuelle à son début chez les Algues et chez les Champignons, on verra qu'il en est bien ainsi ; qu'il s'agisse d'un *Chlamydomonas* ou du *Polyphagus Euglenae*, deux individus entiers s'unissent en un seul pour constituer un œuf ; celui-ci sera chargé de traverser la période de jeûne au lieu et place d'un kyste ordinaire ; de plus, comme sa composition participe de deux individualités plus ou moins différentes, une large porte est ouverte à la variation (amphimixie de Weismann).

L'organisme végétal ou animal, ayant trouvé un avantage manifeste à cette « autophagie » primitive, l'a conservée ensuite à tous les niveaux de l'évolution, alors même que les besoins de la nutrition ne l'exigeaient plus aussi impérieusement ; mais elle ne s'effectue dans les espèces pluricellulaires qu'entre certaines cellules dites « cellules sexuelles » ; les individus qui les produisent sont des gamétophytes, s'il s'agit de plantes, des gamétozoaires, s'il s'agit d'animaux.

Il ne faut pas s'étonner que les phénomènes intimes de la fécondation se ressemblent complètement chez les représentants les plus élevés des deux règnes ; ils tiennent cette ressemblance de leurs ancêtres communs les Flagellés, où l'on trouve encore l'hétérogamie à côté de l'isogamie primitive.

En ce qui concerne les Champignons, les variations de l'autophagie sont beaucoup plus accentuées : cela tient à ce que l'organisme mycélien est resté d'abord sans se cloisonner dans tout le groupe des Siphomycètes ; la reproduction sexuelle s'y est essayée dans plusieurs directions, comme en témoignent les Ancylistées, les Mucorinées et les Saprolégniées. Lorsque l'organisation du Champignon s'est rapprochée de la structure cellulaire, l'impulsion primordiale était faussée ; la partie essentielle du phénomène seule persistait (1).

On pourrait faire une constatation analogue pour les Infusoires qui marquent également une déviation de la sexualité ordinaire (2).

B. — LA SÉRIE DES CHLOROPHYTES

Les plantes vertes, grâce à la nutrition holophytique qui s'est surajoutée à la nutrition superficielle, présen-

(1) Consulter les divers mémoires publiés sur ce sujet dans le *Botaniste* (séries III-V).

(2) Maupas : *loc. cit.*

tent dans leur évolution une supériorité très marquée sur les Champignons : elles ont fini par acquérir un type d'organisation uniforme comprenant des feuilles, une tige, une racine, des rameaux; la différenciation de ces organes a été sous la dépendance de la fonction chlorophyllienne ; la nutrition superficielle n'a joué là qu'un rôle secondaire.

Essayons de retracer, comme nous l'avons fait pour les Champignons, les diverses phases de l'évolution des Chlorophytes, en commençant par les Algues.

I. — *L'évolution des Algues.*

Le point de départ est à peu près le même ; les Algues se relient comme les Champignons aux Flagellés (1); elles débutent par des formes plus ou moins voisines de la sphère.

Les exigences de la nutrition superficielle ont réduit les mycètes de forme sphérique à un nombre relativement restreint de genres et d'espèces ; il n'en est pas de même chez les Algues : l'assimilation chlorophyllienne étant venue fournir un appoint considérable à la nutrition générale, la question du milieu nutritif est devenue secondaire ; les espèces ont pu se contenter le plus souvent de l'eau ordinaire et des quelques substances organiques et minérales qui s'y trouvent en solution ; elles se sont même développées sur le sol là où elles rencontraient une humidité suffisante.

On reste véritablement confondu lorsqu'on voit le nombre incalculable des formes qui sont dérivées de la cellule sphérique du début, lorsqu'on envisage les Chlamydomonadinées, Volvocinées, Eugléniens, Palmellacées, Pleurococcacées, Desmidiées, Diatomées, etc. ; on recule devant la recherche des causes secondaires qui ont pu

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Algues inférieures* (Annales des sciences natur., Bot., t. VII).

produire de telles variations et rendre héréditaires des ornementations aussi compliquées par exemple que celles qui exercent la sagacité des diatomologues.

Bornons-nous aux grandes lignes et constatons d'abord que la taille chez ces espèces n'a pu dépasser certaines limites, fixées, comme chez les Champignons, par les rapports qui existent entre la surface d'accroissement et le volume du corps dans la sphère et les formes voisines (1); ces limites sont naturellement plus larges, l'assimilation chlorophyllienne n'étant qu'indirectement atteinte par l'augmentation de volume du corps : dans ces conditions, celui-ci aurait pu grossir davantage, si l'appoint fourni par la nutrition holophytique n'avait été contrebalancé par une diminution de la nutrition superficielle.

Cette augmentation moyenne du diamètre qui a été ainsi rendue possible par la présence de la chlorophylle, se retrouve lorsque les formes cylindriques apparaissent : on peut dire que si, d'une manière générale, les filaments d'Algues ont atteint un diamètre supérieur à celui des tubes mycéliens, cela est dû à la nutrition holophytique.

Ce mode de nutrition explique naturellement aussi pourquoi la plupart des Algues ne sont pas parasites. On n'observe guère çà et là que des cas de symbiose, comme ceux qui nous sont offerts par les gonidies des Lichens, par les Zoochlorelles et les Zooxanthelles qui colorent en vert ou en jaune les tissus animaux, par certaines Cyanophycées qui vivent à l'intérieur des feuilles d'*Azolla* et des racines de *Cycas*. Il est parfois difficile d'établir une limite précise entre la symbiose et le parasitisme en ce qui concerne d'autres espèces épiphytes ou endophytes, telles que les Endosphéracées (2), les *Mycoïdea*, les *Phyl-*

(1) Henneguy : *Leçons sur la cellule*, Paris, 1896, p. 267.
(2) G. Klebs : *Beitrage Zur Kenntnis neiderer Algenformen* (Bot-Zeitung, 1881).

losiphon, *Blastophysa* (1), etc. Pour rencontrer une digestion superficielle vraiment comparable à celle des Champignons, il faut s'adresser à un groupe d'Algues perforantes, qui se développent et se ramifient à l'intérieur des coquilles marines ou fluviales; placées dans des conditions défectueuses au point de vue de la nutrition holophytique, elles reviennent à la digestion superficielle et leur thalle est en général filamenteux (2).

Les formes sphériques d'Algues ont donné naissance à des formes cylindriques et à des formes lamelleuses.

Les premières ont été produites sous l'influence des mêmes nécessités de nutrition que nous avons signalées à propos des Champignons; une distinction cependant s'impose. Dans les Champignons, la structure non cloisonnée du thalle est un caractère primitif que ces organismes tiennent de leur parenté avec les Monadinées zoosporées; la structure cloisonnée n'a fait son apparition qu'assez tard aux dépens de la première. Il en est autrement chez les Algues où les deux structures apparaissent en même temps et se développent parallèlement.

Dans les Siphonées, nous assistons à toutes les modifications possibles de la structure cylindrique continue. Avec les *Codiolum* et les *Botrydium*, nous touchons aux formes cylindriques primitives où tout le protoplasma est utilisé dans la reproduction pour la formation de zoospores asexuées ou sexuées. Avec les *Vaucheria*, nous trouvons de longs tubes simples ou ramifiés; un fragment quelconque du corps peut, comme chez les Mucorinées, dans des conditions favorables, reproduire un nouveau thalle: les zoospores sphériques avec leurs nom-

(1) J. Huber: *Contribution à la connaissance des Chætophorées épiphytes et endophytes* (Ann. sc. nat., VIIe série, Bot., t. XVI, 1892).

(2) Bornet et Flahaut : *Sur quelques plantes vivant dans le test calcaire des mollusques* (Bulletin Soc. Bot. de France, t. XXXVI, 1889).

breux cils sont l'équivalent d'un sporange tout entier. Chez les *Phyllosiphon*, le tube se ramifie dans les espaces intercellulaires des feuilles, à la manière d'un mycélium de *Peronospora*. Dans les *Bryopsis*, on se trouve en présence d'un petit arbuscule avec un système de rhizoïdes, un axe principal et des rameaux de divers ordres. Avec les *Caulerpa*, la complication est poussée beaucoup plus loin encore, le tube se différencie en un système de stolons, de rhizoïdes et de lames qui ressemblent à des feuilles. Dans les Valoniacées, on assiste à un cloisonnement de ces tubes qui s'agencent de la manière la plus variable dans les divers genres. Ce rameau des Siphonées se termine en cul-de-sac : son organisation ne se prêtait guère aux exigences de l'évolution qui tendait à la complication de l'organisme et à la localisation des fonctions.

Il est assez naturel de le comparer au groupe des Siphomycètes parmi les Champignons ; on y trouve presque partout des sporanges qui rappellent ceux des Chytridiacées et des Saprolégniacées ; malheureusement, la reproduction sexuelle n'y est pas suffisamment connue ; c'est elle qui servira à déterminer une séparation plus nette des diverses familles ; remarquons toutefois que chez les *Vaucheria* où elle a été suffisamment étudiée, ses caractères la rapprochent de celle des Péronosporées (1).

Les Algues filamenteuses cloisonnées marquent une autre tendance dans l'évolution des Algues et on peut concevoir leur origine de la manière suivante. Parmi les Algues inférieures, beaucoup, au lieu de s'allonger directement en un tube comme les *Codiolum*, *Ophiocytium*, *Sciadium*, ancêtres des Siphonées, se sont multipliées par *simple*

(1) Oltmanns : *Ueber die Entwickelung der Sexualorgane bei Vaucheria* (Flora, 1895, p. 388).

bipartition ; c'est un caractère primitif qu'elles tiennent des Flagellés ; il en est résulté des agencements différents selon les genres ; dans beaucoup de cas, les cellules sont restées groupées en amas plus ou moins considérables connus sous le nom de colonies palmelloïdes ; le thalle adulte des *Tetraspora*, par exemple, représente une très grosse colonie palmelloïde. Il est facile de comprendre que cette disposition, poussée à l'exagération, est tout aussi défavorable à la nutrition superficielle qu'à la nutrition holophytique. L'Algue a employé deux moyens principaux pour concilier son mode de multiplication avec les exigences de sa nutrition ; les cellules-filles se sont ajustées en un filament ou bien se sont disposées en membrane. Il suffit, pour le constater, de jeter un coup d'œil sur tous les rameaux qui se détachent des formes unicellulaires primitives ou les continuent (Cyanophycées, Diatomées, Conjuguées, Ulvées, Bangiacées, Confervacées, etc.) ; nous y voyons les formes cylindriques souvent associées dans le même groupe aux formes lamelleuses.

Si la forme du corps s'est rapidement et profondément modifiée sous l'influence des exigences de la nutrition, il n'en a pas été de même du mode de reproduction. Dans les organismes primordiaux, on assiste à des essais ; la multiplication par simple bipartition coexiste avec la reproduction par sporanges dans plusieurs espèces telles que les *Vampyrella*, *Monas amyli*, etc. ; mais cela dure peu et c'est, selon la direction de l'évolution, l'un ou l'autre de ces modes qui persiste et devient normal ; il se produit même une transition entre les deux : les zoospores d'un sporange pourront provenir de bipartitions successives remplaçant la division simultanée du contenu.

Dès lors, ces tendances étant une fois acquises, elles se transmettent, peu ou point modifiées, toujours reconnaissables, à travers toutes les complications de l'orga-

nisme ; elles deviennent l'un des meilleurs guides dans la recherche des affinités ; si des changements profonds s'y produisent, ce n'est que dans des conditions exceptionnelles, elles attestent une modification correspondante du milieu.

Ainsi chez les Champignons, le passage de la vie aquatique à la vie aérienne a eu pour conséquence la disparition graduelle des sporanges (Péronosporées) et leur remplacement par des conidies ; mais, tous les Champignons aquatiques possèdent la reproduction par sporanges et zoospores qu'ils tiennent de leurs ancêtres les Monadinées zoosporées.

Le mode de reproduction continue donc à rappeler l'origine d'un groupe, alors que l'organisme est plus ou moins différencié ; chez les Champignons, il indique nettement un point de départ commun pour l'embranchement tout entier.

Il en est différemment chez les Algues, et si on veut comprendre leur évolution si disparate, il faut supposer plusieurs points de contact avec les Flagellés à des niveaux différents (1). Dans les Flagellés, nous observons, avec les Monadinées zoosporées, la reproduction par sporanges à division simultanée ; d'autres Flagellés, comme les *Monas*, les *Cercomonas*, *Dimorpha*, etc., ne se reproduisent que par une série de bipartitions ; quelques-uns, comme les *Polytoma*, ont des sporanges dans lesquels le protoplasma subit des divisions successives. Ces divers modes se retrouvent dans les Algues primitives ; le dernier surtout est très répandu, montrant incontestablement que le rameau principal s'est détaché au niveau des *Polytoma* par les Chlamydomonadinées ; il s'est continué à travers les Chlorophycées, et on peut supposer,

(1) G. Klebs : *Flagellatenstudien*, I-II (Zeit. fur wiss. zoologie, Bd. LV, Heft 2-3, 1892), et divers mémoires publiés par nous dans le *Botaniste*.

non sans raison, que c'est lui qui a donné naissance aux Muscinées et aux plantes supérieures. La reproduction sexuelle, il n'est pas inutile de le remarquer, existait dans ce rameau dès le point de départ avec ses caractères principaux, et l'isogamie qui s'est trouvée associée à l'hétérogamie au début, avec les Chlamydomonadinées et les Volvocinées, va persister chez les Algues pour disparaître complètement plus tard et faire place à l'hétérogamie.

Un autre rameau a eu une destinée bien différente; il s'agit des Cyanophycées ; les *Monas* ou des organismes très voisins ne lui ont transmis que la propriété de diviser ses cellules par bipartition ou de les transformer en kystes ; on n'y trouve aucune trace de reproduction sexuelle ou asexuelle; il se termine en cul-de-sac, peut-être parce qu'il n'a pas su arriver à former des œufs.

Nous pourrions peut-être encore essayer de chercher, par le même moyen, la raison d'être du développement des Bactériacées, des Desmidiacées, etc.; cela rentre plutôt dans le cadre d'un Traité des Algues et, il faut bien l'avouer, nos connaissances sont encore insuffisantes pour démêler cet écheveau fort embrouillé.

Contentons-nous de dégager, autant qu'il est possible, l'influence de la nutrition sur l'organisation générale.

Nous avons vu comment, chez les Champignons, l'inégalité du milieu nutritif a entraîné une inégalité d'accroissement du thalle ; la croissance s'est localisée tout naturellement aux extrémités qui se trouvaient en contact avec l'aliment; elle est devenue terminale.

L'eau dans laquelle vivent les Algues constitue un milieu que l'on peut considérer comme très homogène : il est susceptible de s'appauvrir plus ou moins dans son ensemble, mais il ne peut guère varier dans sa composition aux différents points. Si la nutrition superficielle avait existé seule chez ces organismes, la croissance, d'une manière générale, serait restée intercalaire. Mais il y a

lieu de tenir compte de l'influence de la nutrition holophytique : l'assimilation chlorophyllienne varie nécessairement d'intensité selon l'épaisseur de la couche d'eau que la lumière doit traverser avant d'atteindre les cellules: les plus voisines de la surface seront privilégiées et se diviseront plus activement ; ainsi, la croissance terminale prend naissance, chez les Algues, non plus, comme chez les Champignons, par une inégalité de la nutrition superficielle, mais par une inégalité de la nutrition holophytique.

La plupart des Algues inférieures savent se soustraire aux effets d'une assimilation chlorophyllienne inégale.

Sans parler des Algues unicellulaires possédant des flagellums, il existe beaucoup d'espèces filamenteuses appartenant aux Diatomées, aux Cyanophycées, etc., qui se déplacent et se portent du côté de la lumière ; les Conjuguées peuvent monter à la surface de l'eau, grâce aux bulles d'oxygène qui les entourent et leur servent de flotteur lorsque l'assimilation chlorophyllienne est active ; il en est de même de beaucoup de Conferves : d'autres qui vivent sur le sol humide sont également à l'abri d'une nutrition holophytique inégale.

Aussi, dans toutes ces Algues, la croissance continue-t-elle à se faire à peu près de même dans tous les points ; elle est intercalaire.

Ce fait a une très grande importance comme chez les Champignons ; il entraîne une égalité de nutrition dans tout l'organisme ; si elle était complète, toutes les cellules devraient être semblables et posséder les mêmes propriétés ; de plus, il n'y aurait pas de raison pour que la mort s'introduisît, sinon accidentellement, dans le cycle du développement. Ce sont les résultats que nous constatons au moins approximativement ; toutes les cellules du thalle restent capables de fournir en se divisant un nouvel indidu (Cyanophycées, Diatomées, Conjuguées,

beaucoup de Confervoïdées, etc.) ; souvent aussi toutes les cellules d'un thalle sont aptes à se transformer en sporanges (Ulotrichées, Ulvées, etc.), ou à fournir des gamètes (Conjuguées, etc.).

La croissance terminale qui va modifier, comme chez les Champignons, si profondément tout l'organisme est due à l'inégalité de la nutrition holophytique : il est facile de le comprendre. Considérons les Algues filamenteuses qui se sont fixées dans l'eau à un support quelconque ; elles ont une tendance à se diriger du côté de la lumière ; à mesure qu'elles se rapprochent de la surface de l'eau, les cellules terminales plus favorisées que les autres par la nutrition holophytique se divisent plus activement ; la croissance terminale a fait son apparition, et dès lors l'équilibre qui subsistait à grand'peine entre les cellules se trouve détruit. Une conséquence en amène une autre ; les cellules terminales, mieux nourries, vont posséder un protoplasma plus dense que les autres ; en vertu des lois de l'osmose, il se produira vers ces cellules un courant qui sera plus ou moins actif, selon la quantité et la nature des substances osmotiques contenues dans le protoplasma et aussi la perméabilité et la structure des cloisons de séparation. La *lutte pour la vie* est entrée au sein des tissus ; ce sont les cellules les plus vigoureuses qui auront raison des autres, et cela en vertu de simples lois physiques. C'est là l'origine de la différenciation des tissus ; elle devient de plus en plus marquée à mesure que l'organisme se complique. On peut prévoir dès ce moment que beaucoup de cellules vont s'épuiser, devenir incapables de divisions ultérieures, perdre leur protoplasma et leurs noyaux ; une séparation se produira entre les cellules reproductrices et les cellules végétatives ; les sporanges et les autres appareils reproducteurs auront une tendance à se localiser dans les parties terminales du thalle.

N'est-ce pas ce qu'on observe en réalité ? Le phénomène commence à se manifester dans les Chætophoracées et les Cladophorées d'une manière très nette ; il ne fait que s'accentuer par la suite.

L'inégalité de la nutrition devient en effet de plus en plus grande. Les exigences de la digestion superficielle ont condamné les Champignons à se contenter de la forme filamenteuse ; l'assimilation chlorophyllienne n'a pas imposé de ces nécessités ; elle peut se produire à travers plusieurs épaisseurs de cellules ; aussi l'Algue a-t-elle pu grouper ses filaments en faisceaux et, d'autre part, constituer des expansions membraneuses à plusieurs assises de cellules ; c'est ainsi que, parmi les Algues supérieures, nous trouvons des thalles qui s'allongent en cordon ou en lame et d'autres qui se dressent en arbuscules avec des axes de divers degrés et des expansions foliacées. Les assises superficielles sont toujours restées naturellement les plus favorisées pour la nutrition ; il est même arrivé ceci, c'est que les cellules les plus profondes n'arrivant plus dans quelques cas à profiter de l'assimilation chlorophyllienne, se sont dispensées de produire de la chlorophylle; elles sont revenues à l'état incolore ; elles doivent dans ce cas constituer pour l'organisme des sortes de cellules parasites. L'Algue, il est vrai, les utilise fréquemment à titre d'éléments de soutien ou d'éléments conducteurs (1).

Avec ces différences dans la nutrition de chaque cellule et la spécialisation des fonctions qui en résulte, nous sommes loin des Algues filamenteuses ou membraneuses, dans lesquelles chaque cellule est capable de donner naissance à un nouvel individu ; la nécessité des destructions partielles ou totales s'impose, et la mort étend

(1) Wille : *Beitrage zur Entwickelungsgeschichte der physiologischen Gewebesysteme bei einigen Florideen*, Halle, 1887.

son action sur un large domaine dont les limites ne peuvent pas encore être fixées avec certitude. Nous n'avons pas, du moins à notre connaissance, de renseignements sur les résultats que pourraient fournir, par exemple, dans ce groupe, le greffage et le bouturage, appliqués aux espèces les plus différenciées. Au point de vue théorique, ces sortes d'études présenteraient pourtant de l'intérêt.

En résumé, l'évolution des Algues a été intimement liée, comme celle des Champignons, au mode de nutrition ; nous avons essayé de faire ressortir la part prépondérante de la nutrition holophytique dans cette évolution.

II. — *L'évolution des Cormophytes.*

L'habitat aquatique rend inutile une localisation de la nutrition superficielle et de la nutrition holophytique sur des organes spéciaux ; aussi, chez les Algues, même les plus élevées en organisation, les deux modes de nutrition restent-ils confondus ; on trouve bien à la vérité çà et là dans les différents groupes des rhizoïdes ou crampons ; mais on doit les considérer en général plutôt comme des organes de fixation que comme des organes d'absorption.

Lorsque l'organisme végétal prend possession de la terre ferme, il se produit une adaptation à ce nouveau milieu qui entraine la formation de la plante feuillée ; la nutrition superficielle ne peut s'exercer en effet que dans le sol ; la nutrition holophytique ne peut agir que dans l'air : ainsi se trouve amenée une localisation de ces deux modes de nutrition qui a eu pour résultat la différenciation des divers organes des Cormophytes, c'est-à-dire des feuilles, tiges, rameaux, racines, poils absorbants.

Les Cormophytes inférieurs sont représentés par les Muscinées et les Cryptogames vasculaires : on admet que les Algues ont donné naissance aux Muscinées ; ces der-

nières à leur tour se continueraient par les Cryptogames vasculaires.

Nous comprenons la filiation d'une autre manière : les Muscinées et les Cryptogames vasculaires sont deux groupes qui ont un point de départ commun parmi les Algues ; ils représentent deux rameaux différents de l'évolution.

Il est très important, pour élucider cette question capitale, de pouvoir connaître au moins approximativement les caractères des algues sur lesquelles s'est effectuée l'adaptation à la vie aérienne et terrestre.

La transformation ne semble avoir porté que sur un type unique ; les Muscinées et les Filicinées se reproduisent au moyen d'archégones et d'anthéridies, qui présentent dans tous les genres une ressemblance telle qu'elle implique une communauté d'origine.

Nous allons chercher à préciser s'il se peut le point de départ des Cormophytes parmi les Algues ; comme toujours en pareil cas, c'est la reproduction sexuelle qui fournit e meilleur critérium.

Dans l'application de ce caractère, on se trouve en présence de deux opinions différentes.

Les uns, avec Van Tieghem, considèrent les Floridées comme les ancêtres des Mousses et des Hépatiques : ils appuient cette conclusion sur le mode de germination de l'œuf qui fournit un sporogone dans l'un et l'autre groupe. Les Floridées, dit Van Tieghem, nous mènent directement aux Muscinées. « Seules, en effet, parmi les Thallophytes, elles développent leur œuf sur la plante mère et à ses dépens, en un embryon sporifère dont les spores engendrent ensuite autant de thalles nouveaux. Le développement de la plante y est coupé en deux tronçons : un petit tronçon sur la plante-mère à partir de l'œuf jusqu'aux spores, et un grand tronçon dans le milieu extérieur à partir des spores jusqu'à l'état adulte et aux œufs

nouveaux. Or, c'est précisément ce mode de développement qui est le caractère le plus général des Muscinées (1).

D'autres savants tels que Franck (2), Wille (3), Klebs (4), etc., font dériver les Muscinées des Chlorophycées, au voisinage des *Coleochaete*.

Cette dernière opinion est, à notre avis, la seule admissible pour les raisons suivantes. Les Floridées ne sont pas en effet les seules Algues qui possèdent des sporogones ; chaque fois que l'œuf, au lieu de donner directement un nouveau thalle, le fait par l'intermédiaire de zoospores, on peut dire qu'il existe un sporogone : c'est ainsi que l'œuf de l'*Ulothrix zonata* germe en un embryon sporifère ; les cas analogues sont nombreux ; il suffit de citer encore les *Coleochaete*. L'existence d'un sporogone, au lieu d'être un caractère de haute différenciation, acquis dans la suite des temps, est au contraire un caractère primitif qui existe déjà dans les organismes inférieurs et n'a fait que se perfectionner. On ne saurait donc s'appuyer sur lui pour soutenir la parenté des Muscinées et des Floridées, puisque beaucoup de Chlorophycées le possèdent au même titre. Il faut bien reconnaître également que rien par ailleurs ne vient confirmer ce rapprochement. Les Floridées ont un pigment rouge spécial dont les Muscinées sont dépourvues ; elles ont un trichogyne et des anthérozoïdes immobiles ; les Muscinées possèdent un archégone et des anthérozoïdes mobiles. Cette dernière différence a une grande valeur ; en effet, si l'on peut admettre à la rigueur que les anthérozoïdes des Floridées ont possédé autrefois des flagel-

(1) Van Tieghem : *Traité de Botanique*, 2e édition, p. 1325.

(2) Franck : *Lehrbuch der Botanik*, vol. II, p. 86.

(3) Engler et Prantl : *Die naturlichem Pflanzen familien*, Leipzig, 1891, *Chlorophyceæ*.

(4) Klebs : *Flagellatenstudien*, *loc. cit.*

lums, on s'explique déjà difficilement pourquoi ils les ont perdus ; mais il serait encore beaucoup plus difficile de comprendre pourquoi ils les auraient recouvrés chez les Muscinées. L'exemple des Champignons et des Phanérogames est là qui nous prouve que l'habitat terrestre a eu pour résultat de faire disparaître peu à peu les organes locomoteurs !

Ce n'est pas le lieu de discuter ici les affinités encore très obscures des Floridées : il nous suffit d'avoir constaté qu'elle n'ont aucun lien sérieux de parenté avec les Muscinées.

Les Muscinées se rattachent aux Chlorophycées, et c'est avec la famille actuelle des *Coleochaete* qu'elles présentent le plus d'affinités. Dans cette famille, l'oosphère arrive à être protégée par des cellules de revêtement comme dans un archégone ; les anthérozoïdes ont deux cils comme chez les Muscinées. D'autre part, on ne peut comparer le sporogone d'un *Coleochaete* à celui d'un *Riccia* par exemple, sans y trouver une analogie frappante. Enfin, si nous considérons le protonéma des Mousses et des Hépatiques, nous trouvons de nouvelles raisons de rapprochement ; ce protonéma est filamenteux, membraneux ou massif ; chez les *Sphagnum*, il est filamenteux dans l'eau, membraneux sur le sol humide ; or, chez les *Coleochaete*, le thalle se présente, selon les espèces, sous la forme filamenteuse ou sous la forme lamelleuse.

Il n'y a donc pas de difficulté à admettre que les Muscinées dérivent des Chlorophycées ; leurs ancêtres avaient une organisation voisine de celle qui est encore présente chez les *Coleochaete*.

Il s'agit maintenant d'établir les affinités des Ptéridophytes.

Cet embranchement, selon l'opinion générale, a pris naissance aux dépens des Muscinées, par une différenciation du sporogone ; on en donne la raison suivante.

Dans les Muscinées, les organes sexuels sont portés par le thalle ou la tige feuillée, alors que, chez les Fougères, ces mêmes organes se trouvent sur le prothalle ; ces deux formations sont donc équivalentes, malgré les différences morphologiques qu'elles peuvent présenter. La même comparaison conduit à comparer le sporogone des Mousses produisant les spores à la tige feuillée des Fougères, sur laquelle a lieu également la formation des spores. Ce raisonnement paraît inattaquable, et on n'hésite pas à en adopter toutes les conséquences. C'est ainsi que l'on arrive à considérer comme ancêtres des Ptéridophytes, les Hépatiques qui, comme les *Anthoceros*, présentent le sporogone le plus différencié ; on admet que l'évolution a agi sur un sporogone aussi simple que celui des *Riccia* et même des *Coleochaete* pour en faire progressivement un appareil végétatif tel que celui d'une Fougère arborescente. Quelques-uns vont jusqu'à penser que « l'appareil végétatif secondaire ou sporogonien, né d'une adaptation nouvelle, n'était point contenu dans son essor par les forces façonnatrices de l'hérédité et pouvait, en se prêtant à toutes les sollicitations d'un milieu spécial, réaliser des différences physiologiques et morphologiques dont l'organisme prothallien déjà vieilli et plus étroitement fixé, n'était plus capable » (1).

Malgré tout, on sent bien que cette explication qui consiste à faire dériver la génération agame des Ptéridophytes du sporogone des Mousses manque de vraisemblance ; mais, au lieu de chercher à la remplacer par une autre, on essaie de la fortifier par de nouvelles observations. Dans cet ordre d'idées, L.-A. Gayet, ayant réussi à faire vivre d'une vie indépendante le sporogone de deux mousses très anciennes, *Andrea* et *Archidium*, dans des milieux

(1) Saporta et Marion : *L'évolution du règne végétal, Phanérogames*, p. 195.

nutritifs, pense avoir ainsi détruit le plus grand argument que l'on ait fait valoir contre l'homologie d'un sporogone et d'une Fougère feuillée (1). Ce résultat, quel que soit son intérêt, ne peut avoir la signification que lui attribue l'auteur ; il suffit de remarquer que le sporogone des *Coleochaete* peut, lui aussi, vivre d'une vie indépendante et former ses spores.

Le problème nous semble avoir été jusqu'ici mal posé ; pour comprendre les affinités des Mousses et celles des Fougères, il faut se reporter au développement des Algues et des Champignons : nous y trouvons des thalles portant les sporanges et d'autres qui portent les gamètes ; les premiers sont des sporophytes, les seconds des gamétophytes ; il y a même souvent des thalles mixtes, des sporogamétophytes.

Dans une même espèce, les sporophytes et les gamétophytes ne sont pas nécessairement absolument semblables comme forme et comme structure ; les gamétophytes eux-mêmes sont hermaphrodites ou unisexués et, dans ce dernier cas, les thalles mâles ne ressemblent pas toujours aux thalles femelles.

Essayons de fixer les idées au moyen de quelques exemples. Dans les organismes unicellulaires, comme les Chlamydomonadinées, sporophytes et gamétophytes se ressemblent : ce sont, en effet, des cellules d'aspect à peu près identique qui donnent les unes des zoospores, les autres des gamètes. Dans un champignon, le *Polyphagus Euglenae*, les sporophytes n'offrent rien de particulier ; mais les gamétophytes sont de deux sortes ♂ et ♀. Chez une algue, le *Botrydium granulatum*, les sporophytes se distinguent aussi des gamétophytes.

Remarquons, dès maintenant, une différence dans le

(1) L.-A. Gayet : *Recherches sur le développement de l'archégone chez les Muscinées*, Paris, 1897, p. 246.

mode de germination de l'œuf sur laquelle nous aurons à insister : dans le *Botrydium*, l'œuf germe en un *sporophyte* ; dans le *Polyphagus Euglenae*, il germe en un *sporange*. Cette différence n'a eu tout d'abord aucune importance ; on retrouve, côte à côte, dans des genres voisins, les deux modes de germination ; l'œuf de l'*Ulothrix* germe en sporange alors que, dans d'autres conferves, il donne directement naissance à un filament végétatif, sporophyte ou gamétophyte.

A mesure que l'évolution progresse chez les Algues et les Champignons, le mode de germination de l'œuf se caractérise pour chaque groupe : chez les Péronosporées, ou trouve encore des oospores pouvant germer indifféremment en sporange ou en sporophyte. Mais, chez les Ascomycètes et chez les Basidiomycètes, l'œuf ne donne pas naissance directement à un thalle: il produit un sporogone.

Le terme général de sporogone s'appliquant à la production de spores asexuelles par l'œuf, sans l'intermédiaire du sporophyte de l'espèce, est commode, parce qu'il s'applique non seulement aux sporanges, mais aux appareils conidiens.

Dans les Algues, le mode de germination n'est pas suffisamment connu partout ; on peut dire cependant que l'œuf des *Œdogonium* et celui des *Coleochaete* germe en un sporogone ; qu'il en est de même chez les Floridées, alors que, dans beaucoup de Phéophycées, les oospores produisent directement soit des sporophytes, soit parfois uniquement des gamétophytes comme chez les Fucacées.

Le développement que nous pourrions considérer comme complet comprend :

1° Le sporophyte portant les sporanges et les spores ;

2° Les gamétophytes hermaphrodites ou unisexués portant les gamétanges et les gamètes ;

3° L'œuf germant en un sporogone donnant des spores.

Les réductions qui se produisent chez les Algues dans

ce développement n'ont d'abord qu'une importance secondaire dans les classifications. Le *Sphæroplea annulina* n'a pas de sporophytes : les spores asexuelles proviennent de la germination de l'œuf en un sporogone. Les *Briopsis* ne possèdent également que des gamétophytes ; on ignore comment germent les oospores. Les *Vaucheria* n'ont pas de sporogone ; il en est de même des *Botrydium* qui ont des sporophytes et des gamétophytes. Les *Acetabularia* ne possèdent ni sporophytes, ni sporogones ; les gamétophytes donnent des gamétanges qui deviennent libres avant de former les gamètes ; les oospores fournissent directement une nouvelle plante.

La reproduction asexuelle se fait donc indifféremment par des sporophytes ou des sporogones ; ils peuvent coexister ou se suppléer l'un l'autre : c'est ce qu'il importe de remarquer lorsqu'on envisage la parenté des Mousses et des Fougères.

Nous savons, en effet, que ce sont des Algues voisines des *Coleochaete* qui se sont adaptées à la vie terrestre ; or, les *Coleochaete* comprennent dans leur développement des sporophytes, des gamétophytes qui peuvent être hermaphrodites ou unisexués et des sporogones ; si l'adaptation à la vie nouvelle s'était étendue à tous ces appareils indifféremment, nous aurions eu, dans toutes les plantes terrestres, une alternance de générations assez compliquée ; mais des réductions se sont produites, analogues à celles dont nous venons de constater un peu partout l'existence chez les Algues ; ces réductions ont acquis un tel caractère de fixité qu'elles prennent une valeur dominante en classification.

Les Muscinées ont supprimé les sporophytes, ne gardant pour leur reproduction asexuelle que le sporogone.

Les Cryptogames vasculaires ont conservé les sporophytes pour leur reproduction asexuelle et ils ont supprimé les sporogones.

Les gamétophytes, dans l'un et l'autre de ces groupes, sont restés tantôt hermaphrodites, tantôt unisexués.

Cette interprétation qui, à notre connaissance, est formulée ici pour la première fois, semble bien répondre à la réalité des faits.

1° Dans l'opinion actuellement régnante, on est forcé de comparer un appareil de fructification, le sporogone, si peu différencié soit-il, à la Fougère feuillée ; dans la nôtre, la tige des Ptéridophytes résulte d'une différenciation d'un thalle, c'est-à-dire d'un appareil végétatif. Au lieu d'avoir recours à l'exception, nous rentrons dans la règle générale, car partout nous voyons que la différenciation a porté, dans la constitution des nouveaux individus, sur le thalle, ce qui est tout naturel puisque c'est lui qui, par le fait même de sa végétation, subit les influences favorables ou défavorables à sa nutrition et à sa vie.

2° Dans l'opinion régnante, on doit s'attendre à trouver de nombreuses transitions entre l'appareil sporogonien des Muscinées et le système végétatif des Fougères : or, tout au contraire, il existe entre les deux groupes une « séparation tranchée dont rien n'est venu jusqu'à présent diminuer la profondeur (1) ». Il n'y a pourtant aucune raison apparente d'une semblable anomalie. Avec l'interprétation que nous proposons, cette séparation tranchée se déduit naturellement des faits : on la voudrait même encore plus complète. Si le sporogone, en effet, était resté partout rudimentaire, comme chez les *Riccia*, les *Andrea*, les *Archidium*, il ne serait probablement venu que difficilement à l'idée de penser que « toute l'histoire de l'évolution végétale semble intimement liée aux destinées de cet appareil sporogonien (2).

3° Dans l'opinion régnante, on se préoccupe peu des

(1) Van Tieghem : *loc. cit.*, p. 1363.
(2) Marion et Saporta : *loc. cit.*, p. 191.

Mousses fossiles : son adoption entraîne pourtant la nécessité d'un abondant développement de Muscinées dès les époques les plus reculées ; or, celles que l'on a rencontrées jusqu'ici sont tertiaires et elles se réduisent à quelques espèces et quelques genres (1). Il est pourtant difficile de comprendre pourquoi leurs empreintes ont partout disparu, alors que l'on retrouve en quantité considérable des traces de feuilles et de fructifications de Fougères dès l'époque primaire.

Notre interprétation fait disparaître en partie cette difficulté ; les deux groupes ont eu une origine commune ; ils se sont développés parallèlement ; les Muscinées n'ont varié que très lentement : leurs représentants sont peu nombreux, et ils ont pu passer inaperçus. Ce n'est qu'à notre époque qu'ils atteignent leur épanouissement complet. Nous verrons plus loin pourquoi les Muscinées ont évolué si lentement, alors que les Ptéridophytes se différenciaient si rapidement et se continuaient par les Gymnospermes et les Angiospermes.

On pourrait même, à la rigueur, aller jusqu'à admettre, s'il était nécessaire, que les Briophytes se sont différenciés postérieurement aux Ptéridophytes : la communauté d'origine n'est pas un obstacle à cette hypothèse, puisque nous sommes forcés de reconnaître, en tout état de cause, la persistance aux époques géologiques de représentants du type ancestral voisins des *Coleochaete*.

On pourrait encore citer un certain nombre de faits qui s'accordent mieux avec un développement parallèle qu'avec un développement consécutif des deux groupes : différences dans la structure des anthérozoïdes, dans la morphologie et la structure de l'appareil sporangial et de l'appareil anthéridien. Pour ne parler que des anthérozoïdes, on peut faire remarquer que les Briophytes pos-

(1) Schimper : *Traité de paléontologie végétale*, I, p. 240, 1869.

sèdent des anthérozoïdes à deux cils, alors que les anthérozoïdes des Ptéridophytes en ont un grand nombre. Il est évidemment plus naturel de reporter l'origine de cette différence aux stades ancestraux confervoïdes, où ces variations étaient fréquentes, que de la supposer apparaissant précisément au moment de l'évolution d'une Muscinée en Cryptogame vasculaire.

Nous ignorons comment ces idées nouvelles seront accueillies des naturalistes. A une hypothèse invraisemblable, donnée cependant comme la seule admissible (1), nous en substituons une autre qui nous semble meilleure : comme cette interprétation touche à des questions capitales en évolution, nous espérons qu'elle aura tout au moins les honneurs de la discussion.

La situation nouvelle en face de l'évolution est celle-ci.

Nous admettons que les Muscinées et les Cryptogames vasculaires ont eu, parmi les Algues, un ancêtre commun qui leur a légué les principaux caractères de leur reproduction sexuelle et asexuelle ; la différenciation a porté en grande partie sur l'appareil végétatif qui a dû s'adapter à des conditions nouvelles d'existence lorsque le milieu aquatique s'est trouvé progressivement remplacé par un autre milieu. Cet appareil végétatif comprenait des sporophytes et des gamétophytes : ils étaient sans doute, comme dans la plupart des autres algues, peu différents comme aspect et comme structure.

On n'aura pas lieu ainsi d'être surpris de voir le gamétophyte des Muscinées se différencier dans le même

(1) Nor can there be any doubt that in the Ferns the sexual generation is the older ; the second arose by progressive phylogenetic differentiation of the product of the sexual acte after the first had become sexually differentiated and hence its double number of chromosomes. *Strasburger. The periodic reduction of the number of the chromosomes in the life-history of living organisms* (Annals of Botany, vol. VIII, 1894, p. 295).

sens que le sporophyte des Cryptogames vasculaires; ils ont évolué sous l'empire des mêmes conditions de milieu et en vue de satisfaire à des nécessités identiques d'organisation ; il ne faudra pas s'étonner davantage si les gamétophytes ou prothalles des Cryptogames vasculaires en sont restés à leur état primitif ; il y avait à cela des raisons que nous verrons plus loin.

Si nous reprenons maintenant l'étude de l'évolution du système végétatif dans ses rapports avec la nutrition, nous aurons à la suivre d'une part dans les gamétophytes des Muscinées, d'autre part dans les sporophytes des Cryptogames vasculaires.

Le thalle ancestral, qui nous sert de point de départ dans l'un et l'autre cas, est filamenteux ou membraneux : nous savons par l'exemple des *Coleochaete* que ces deux formes sont voisines et peuvent procéder l'une de l'autre.

Chez l'algue la nutrition superficielle et la nutrition holophytique, s'exerçant dans l'eau, sont restées plus ou moins confondues : déjà, dans le *Botrydium*, qui se développe sur la terre des fossés, on constate un essai de localisation dû au changement de milieu : il y a un système de rhizoïdes qui se ramifient dans le sol et sont chargés de la nutrition superficielle devenue impossible dans la partie aérienne du thalle.

Dans les plantes qu'il nous reste à étudier, la nutrition superficielle se trouve, pour les mêmes raisons, séparée de la nutrition holophytique : les organes de digestion et d'absorption ont à remplir les mêmes conditions que ceux des Champignons : aussi ont-ils la forme cylindrique. Mais, tandis que chez les Champignons l'augmentation de la surface absorbante a été obtenue par un allongement et une ramification de l'organe, ici, elle a été acquise par un procédé différent et beaucoup plus parfait ; cet organe, qui n'est autre chose que le poil absorbant, se *renouvelle* constamment ; à mesure que les poils absor-

bants disparaissent, usés par l'activité fonctionnelle, ils sont remplacés par d'autres.

La nutrition superficielle chez les Champignons a déterminé la forme du corps et sa structure ; ici, dans les Chlorophytes, elle n'a produit que le poil absorbant qui a conservé partout ses mêmes caractères généraux ; le rôle important dans l'édification de l'organisme était réservé à la nutrition holophytique : c'est pour répondre aux nécessités de cette dernière que la plante s'est constituée suivant un type général comprenant feuilles, tiges et rameaux.

La substance verte ou chlorophylle est fixée sur des corpuscules spéciaux, les chloroleucites qui se trouvent dans les cellules ; la nutrition holophytique se produit en raison directe de leur nombre et de leur importance ; mais il faut naturellement que la lumière puisse parvenir jusqu'à eux. Dans ces conditions, la plante a tout avantage à s'étendre en surface, tout en conservant une épaisseur moyenne : de là, l'existence des thalles membraneux.

Ce mode de perfectionnement a cependant des inconvénients qui ont empêché l'évolution de s'engager plus avant dans cette voie : le thalle membraneux ne peut croître indéfiniment sans rencontrer bientôt des obstacles qui lui barrent la route : il lui faut trop d'espace ; de plus, il devient fragile ; lorsque ses parties les plus âgées se détruiront, usées par l'activité fonctionnelle, il se trouvera déchiré, fragmenté ; enfin, ce thalle ne peut guère que s'étendre sur le sol, au lieu de s'élever dans l'air qui est pourtant son véritable champ d'action.

Aussi, n'est-il pas étonnant de voir la plante chercher à obtenir d'autre manière l'augmentation de sa surface d'assimilation : dans cette transformation, elle ne crée pas les organes de toutes pièces : elle les fait dériver d'organes existants. Elle découpe son thalle en lanières ; ces lanières seront les feuilles : celles-ci restent réunies entre

elles par des parties communes qui deviennent les axes, c'est-à-dire la *tige* et les *rameaux*. De cette façon, les feuilles vont pouvoir se superposer dans l'espace en verticilles plus ou moins serrés ; la surface verte utile s'augmente indéfiniment sans amener, comme conséquence nécessaire, un développement exagéré de l'organisme.

Le gamétophyte des Muscinées nous montre tous ces stades successifs de l'évolution de la plante : on trouve en effet, dans ce groupe, des espèces à thalle membraneux, des espèces à thalle feuillé et des espèces à tige feuillée ; à cette preuve s'en ajoute une autre.

Dans les Muscinées feuillées, le gamétophyte, provenant de la germination de la spore, passe par la forme filamenteuse et par la forme lamelleuse (protonèmes) avant d'arriver à donner une tige et des feuilles (*Tetraphis*) ; la différence entre les deux sortes de protonèmes a si peu de valeur que, chez les *Sphagnum*, la spore germe dans l'eau en un filament, alors que, sur un support solide, elle donne naissance à une large expansion membraneuse; cette ontogenèse du gamétophyte nous renseigne ainsi sur les divers stades de l'évolution des Mousses, c'est-à-dire sur leur phylogenèse.

Le sporophyte ancestral des Cryptogames vasculaires qui, dans notre opinion, avait une structure analogue à celle du gamétophyte des Muscinées, s'est développé, comme ce dernier, en tige feuillée sous l'influence de la nutrition holophytique ; mais, dans son ontogenèse, les stades ancestraux ont disparu.

Cela n'a rien qui puisse nous surprendre, puisque, même chez les Mousses, le stade de protonème membraneux manque souvent; d'ailleurs, le fait que le gamétophyte des Cryptogames vasculaires est encore lamellaire, nous indique clairement qu'il en était autrefois de même du sporophyte ; si la forme ancestrale de ce dernier a disparu complètement, c'est probablement parce qu'il se

développe sur un prothalle ; une superposition de deux organes de nature semblable était non seulement inutile, mais nuisible : de là une disparition dans l'ontogenèse des stades intermédiaires. Peut-être doit-on chercher dans une raison de cette nature la cause qui a empêché le gamétophyte des Cryptogames vasculaires de dépasser lui-même le stade ancestral. D'autres considérations peuvent être mises en avant.

Dans les Cormophytes, le sporophyte et le sporogone sont produits par l'œuf ; les gamétophytes proviennent de spores : cette différence d'origine va servir à expliquer l'évolution différente de ces appareils.

Constatons d'abord que le noyau de la cellule n'a pas la même structure dans les sporophytes et les gamétophytes ; si, dans les premiers, le nombre des chromosomes est 2 n, ce nombre se trouve réduit à n dans les gamétophytes ; le sporogone des Muscinées se comporte à cet égard comme le sporophyte des autres plantes. Ce résultat, très important, n'a peut-être pas encore été étendu à un assez grand nombre d'espèces ; on peut toutefois le considérer comme général, à la suite de travaux dont les principaux sont ceux de Farmer (1) pour les Hépatiques, de Strasburger (2) et Rosen (3) pour les Ptéridophytes, d'Overton (4) pour les Gymnospermes, de Guignard (5) pour les Angiospermes. Il n'y a pas lieu, pour

(1) Bretland Farmer : *Studies in Hepaticæ* (Annals of Botany, vol. VIII, 1894). — *On Spore formation and nuclear division in the Hepaticæ* (Id., vol. IX, 1895).

(2) Strasburger : *Ueber periodische Reduktion der chromosomen zahl in der Ent. der organismen* (Biol. Centrabl., 1894).

(3) Rosen : *Kerne und Kern korperchen in meristematichen und sporogenen Geweben* (Cohn's Beitrage, Bd. VII).

(4) Overton : *Ueber die Reduktion der chromosomen in den Kernen der Pflanzen* (Viertel jahrsschr. d. naturf. Ges. in Zurich, 1893, Bd. 38).

(5) Guignard : *Nouvelles études sur la fécondation* (Ann. sc. natur. Bot., Série VII, T. 14).

l'instant, de tenir compte des exceptions à cette règle qui ont été constatées çà et là soit dans les gamétophytes, soit dans les sporophytes ; on peut admettre en effet, avec Strasburger, que toutes les cellules dans lesquelles des variations du nombre normal de chromosomes ont été observées, sont des cellules qui ont perdu leur aptitude à la reproduction (1).

La réduction chromatique se produit dans les sporanges ; le noyau de chaque cellule-mère ne montre au début de la prophase que n chromosomes, au lieu de $2n$ qu'il avait avant son passage à l'état de repos, c'est-à-dire à la précédente anaphase ; cette réduction ne peut être attribuée qu'à la réunion par couples des chromosomes du noyau de la cellule-mère. Cette cellule-mère donne naissance, par deux bipartitions successives, à quatre spores ; les deux divisions du noyau se font *sans intervalle de repos*, de telle sorte que la quantité de nucléine du noyau de la spore est la moitié de celle que contient un noyau ordinaire (2).

Ainsi, la réduction du nombre des chromosomes est due à la réunion par couples des chromosomes du noyau de la cellule-mère, et la réduction de la nucléine est due aux deux bipartitions successives de ce même noyau.

Le résultat est que, dans chaque spore, le noyau ne représente que la moitié du noyau des sporophytes ; cette structure se continue dans toutes les cellules des gamétophytes jusqu'aux anthérozoïdes et aux oosphères ; la fusion de ces deux éléments sexuels reproduit dans l'œuf la structure d'une cellule de sporophyte avec $2n$ chromosomes à son noyau.

(1) Strasburger : *The periodic Reduction of number of the chromosomes in the life-history of living organisms* (Annals of Botany, T.VIII, 1894).

(2) Des modifications à ce procédé général se sont produites dans le courant de l'évolution, principalement en ce qui concerne la formation des macrospores.

Sans rechercher pour l'instant la cause qui a pu produire cette différence de structure des noyaux, il est évident qu'on n'a pas lieu d'être étonné de voir les gamétophytes se comporter autrement que les sporophytes vis-à-vis de l'évolution, puisque l'élément cellulaire est chez eux de nature différente.

Chacun de ces appareils a évolué pour son propre compte : il a emmagasiné séparément les nouvelles tendances acquises, les nouveaux caractères fixés. Tout se passe comme s'il s'agissait réellement de plusieurs lignées ne présentant entre elles que des relations d'adaptation réciproque, comme celles qui existent entre l'hôte et son parasite ; chacune de ces individualités, sporophyte ou gamétophyte, a été affectée séparément par les facteurs de l'évolution, et l'hérédité lui a conservé les caractères acquis. Cette situation de l'hérédité, en face des phénomènes de génération alternante, n'offre nulle part une aussi grande netteté. On est amené presque fatalement à adopter, faute de mieux, l'opinion de Weismann qui attribue à chaque cellule des plasmas différents, celui de la forme asexuée et celui de la forme sexuée : l'un agit pendant que l'autre est inactif.

Les différences entre sporophytes et gamétophytes d'une même plante sont considérables, surtout lorsqu'il s'agit des plantes phanérogames ; ces appareils n'ont point été influencés de la même manière par l'évolution : ils ne présentaient pas une égale sensibilité aux causes de variation.

On peut constater que les gamétophytes ♂ et ♀ ont peu varié : ils sont encore voisins de l'état ancestral, ayant acquis peu de caractères nouveaux. Le contraire a eu lieu pour les sporophytes : ceux-ci se sont modifiés à l'infini : on n'y reconnait plus le stade ancestral même pendant l'ontogenèse.

Pour que l'évolution de ces appareils ait présenté des

caractères aussi dissemblables, il ne suffit pas d'invoquer la structure particulière des noyaux résultant de la réduction chromatique, il faut chercher une cause plus puissante de variation. Nous n'en voyons pas d'autre que celle qui préside à leur naissance ; les uns proviennent de spores, les autres d'œufs.

Les sporophytes et les gamétophytes, ayant emmagasiné séparément les caractères nouveaux acquis par adaptation, on peut raisonner comme s'il s'agissait d'individus se reproduisant exclusivement les uns par reproduction agame, les autres par reproduction sexuelle.

On s'accorde assez généralement pour n'attribuer à la reproduction asexuelle aucune influence sur la variation ; mais elle ne l'exclut pas, ainsi que Weismann l'a cru un moment ; les variations qui se produisent sont dues à l'adaptation ; elles peuvent être héréditaires.

Le rôle de la reproduction sexuelle dans la variation est l'objet d'interprétations très différentes : Weismann a d'abord considéré l'amphimixie comme la cause unique de toute variation ; mais il est revenu, dans ses derniers travaux, à une opinion moins intransigeante ; il se borne à y voir une cause *active* et *puissante* de variation (1) ; la reproduction sexuelle donne naissance à de nombreuses conformations individuelles différentes, aux dépens desquelles la sélection forme de nouvelles espèces. Ce n'est pas l'opinion d'Hertwig, qui dit qu'à son avis « la reproduction sexuelle agit sur la formation des espèces en sens contraire à ce que pense Weismann. Elle égalise, elle atténue constamment les différences qui sont produites par l'action des facteurs extérieurs chez les individus d'une même espèce ; elle crée des formes moyennes ;

(1) Consulter Y. Delage : *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité*, Paris, 1895, p. 283-284, 694, 798.

elle tend précisément à rendre l'espèce plus homogène et à lui conserver son caractère particulier (1). »

L'évolution des Cormophytes, telle que nous la comprenons, semble confirmer les vues de Weismann sur l'importance du rôle de l'amphimixie dans la variation.

Nous voyons, en effet, les sporophytes qui proviennent de la germination d'un œuf, évoluer beaucoup plus rapidement que les gamétophytes qui prennent naissance aux dépens d'une spore.

C'est ainsi que le sporophyte des Cryptogames vasculaires avait réussi, dès l'époque primaire, à former des appareils végétatifs très compliqués comme forme et comme structure : les transformations se sont continuées, variées et nombreuses, jusqu'à nos jours, donnant naissance d'abord aux Gymnospermes, puis aux Angiospermes.

Si le sporogone des Muscinées qui doit également son origine à la reproduction sexuelle, représentait réellement un sporophyte, il se serait modifié beaucoup plus rapidement que le gamétophyte de ces mêmes plantes, au lieu d'acquérir un type uniforme représenté par la capsule et son pédicelle. En admettant avec nous qu'il est l'équivalent du sporogone des Algues, on rentre dans la règle générale, car, pour un organe de cette nature, il a subi des différenciations très remarquables et de grande amplitude.

Les gamétophytes ne se sont modifiés que lentement ; nous avons à considérer ceux des Muscinées et ceux des Cryptogames vasculaires. Ayant un même point de départ, ils auraient dû évoluer dans le même sens s'ils s'étaient trouvés dans des conditions identiques par rapport aux causes externes de variation. Nous verrons

(1) Hertwig : *La cellule et les tissus*, traduction Charles Julin, Paris, 1894, p. 300.

pourquoi il n'en a pas été ainsi ; mais commençons par constater que la variation dans ces appareils s'est effectuée lentement. Le gamétophyte des Muscinées n'est arrivé qu'à grande peine à former des tiges feuillées de types peu disparates ; il n'a encore acquis à l'époque actuelle ni racine, ni système libéro-ligneux ; et cependant, il avait à remplir les mêmes fonctions que le sporophyte des Fougères, il était soumis aux mêmes causes extérieures de variation.

Le gamétophyte des Cryptogames vasculaires, désigné sous le nom de prothalle, aurait pu suivre une différenciation parallèle ; mais il n'a jamais dépassé, semble-t-il, le stade correspondant à celui des hépatiques à thalle ; on n'en connaît pas qui soient représentés par des tiges feuillées : c'est que son rôle est en tout différent de celui du même appareil dans les Muscinées. Grâce à l'amphimixie, le sporophyte avait une tendance plus grande à la variation ; il était susceptible de perfectionnements plus étendus ; il a pris les devants dans la formation de l'appareil végétatif : aussi, le gamétophyte n'avait-il pas à se développer en tige feuillée ; celle-ci serait restée incapable de supporter le sporophyte et, de plus, elle l'eût empêché de s'affranchir assez tôt pour subvenir aux besoins de sa nutrition superficielle : tout essai du gamétophyte à une différenciation plus avancée était donc nuisible à la plante et se trouvait ainsi condamné d'avance.

Nous observons plutôt dans les gamétophytes une tendance à la régression ; elle se manifeste surtout pour les gamétophytes mâles qui bientôt ne comprennent plus qu'une seule cellule et un gamétange dans les Marsiliacées, Salviniacées, Sélaginellées, Isoétées ; cette régression dans ces plantes qui, à l'exception des Sélaginelles, sont aquatiques, s'explique par l'inutilité de prothalles mâles quelque peu différenciés en système végétatif : la fécondation est plus facilement assurée par des anthérozoïdes

sortant directement de la microspore, que par un stade intermédiaire délicat exigeant pour sa nutrition des conditions souvent impossibles à trouver dans le milieu aquatique.

Le gamétophyte femelle ne pouvait subir à ce moment une telle réduction : cela était incompatible, non seulement avec la formation de plusieurs archégones, mais encore avec la fonction de nourrice qu'il est appelé à jouer dans les premiers développements du sporophyte ; pourtant, il n'était pas plus à l'abri que le prothalle mâle des conditions défavorables à la nutrition du milieu extérieur.

La question de nutrition était capitale pour ces prothalles ; il leur fallait, pour se développer et se nourrir, une humidité modérée comme celle qui est réalisée artificiellement dans les serres : c'est encore là, on le sait, qu'il faut aller chercher les prothalles des Fougères et des Sélaginelles, lorsqu'on veut s'en procurer.

Dans la nature, ces conditions étaient loin d'être toujours remplies ; des périodes de dessiccation du sol ont succédé localement et périodiquement à des périodes d'immersion totale.

Aussi, ne doit-on pas s'étonner de voir qu'un grand nombre de Cryptogames vasculaires, surtout parmi les hétérosporées, ont disparu dès les époques géologiques les plus reculées ; elles ont été incapables d'adapter leurs gamétophytes à ces changements, d'autres se sont maintenues avec peine : de ce nombre les Fougères qui sont en voie de disparition.

Beaucoup — et c'était la bonne voie — ont cherché à modifier les conditions de nutrition des gamétophytes femelles : ces derniers, au lieu d'emprunter leur nourriture au sol, l'ont prise directement à la macrospore, celle-ci s'étant au préalable gorgée de réserves abondantes aux dépens du sporophyte ; ces réserves ont été utilisées pour l'édification du prothalle et des arché-

gones ; elles ont pu même suffire au tout premier développement de l'embryon comme dans les Sélaginelles.

Mais ce perfectionnement était encore incomplet malgré son importance ; la macrospore *détachée* du sporophyte abandonnait l'embryon trop faible dans le milieu extérieur.

Que fallait-il donc pour permettre à l'évolution d'aller toujours de l'avant? Il suffisait que la macrospore restât *attachée* au sporophyte : de la sorte, les jeunes embryons pouvaient emprunter leur nourriture à la plante-mère, par l'intermédiaire du prothalle ou directement.

C'est ce qui a eu lieu en effet ; aux plantes sans graines succédaient les plantes à graines.

Ces dernières, désignées généralement sous le nom de Phanérogames, pouvaient affronter toutes les variations du milieu : le nouveau sporophyte n'était abandonné à lui-même que déjà fort : il emportait une réserve abondante, lui permettant de mettre ses organes de nutrition en mesure de fonctionner et dans le sol et dans l'air.

Un dernier perfectionnement allait se produire ; les graines, d'abord nues dans les Gymnospermes, allaient se trouver protégées par le fruit dans les Angiospermes.

De son côté, le gamétophyte mâle ne subissait que des modifications sans importance : il suffit de comparer la germination du grain de pollen d'une plante supérieure avec celle de la microspore du *Salvinia natans* ; les anthérozoïdes n'étant point abandonnés dans un milieu liquide ont perdu leurs flagellums ; ces derniers n'ont persisté que dans certaines Gymnospermes, dans les *Ginkgo* (1), les *Cycas* (2), les *Zamia* (3).

(1) Hirase : *Untersuchung über das Verhalten des Pollens von Ginkgo biloba* (Bot. Centr., 1897).

(2) Ikeno : *Vorläufige Mittheilung über die Spermatozoïden bei Cycas revoluta* (Bot. Centr. 1896).

(3) H.-J. Weber : *The developpement of the antherozoids of Zamia* (Bot. Gazette, vol. XXIV, 1897).

Tout l'effort de la différenciation organique a porté sur le sporophyte depuis les Cryptogames vasculaires jusqu'aux Dicotycédones : aussi est-ce le sporophyte qui est considéré comme « l'individu végétal » : c'est la plante elle-même.

Les nombreuses modifications dans la forme et la structure du sporophyte sont en relation étroite avec les conditions du milieu ambiant, pesanteur, lumière, chaleur, etc. (1) ; mais le type général obtenu, comme nous l'avons établi, par un perfectionnement et une localisation des deux modes de nutrition, se reconnaît toujours, sauf de rares exceptions.

Remarquons en passant que la nutrition holophytique, comme la nutrition superficielle, a multiplié l'organe, au lieu de l'étendre ; lorsqu'il est usé par l'activité fonctionnelle, un autre apparait ; les anciens poils absorbants sont remplacés constamment par de nouveaux, et aux feuilles qui disparaissent succèdent soit périodiquement, soit constamment, de nouvelles générations.

A partir du moment où la plante dresse ses feuilles dans l'air, les poils absorbants, jusque-là fixés à la partie inférieure du thalle, sont obligés, pour continuer à remplir leur rôle, d'émigrer sur la partie de la tige en contact avec le sol. Dès lors, une nouvelle différenciation commence : l'appareil aérien est organisé pour la nutrition holophytique ; l'appareil souterrain va se compléter pour la nutrition superficielle ; déjà, il emprunte la partie de la tige en contact avec le sol pour y former ses poils absorbants, lui imprimant ainsi le caractère de rhizome. Tout à l'heure, il modifiera légèrement ce rhizome pour en faire une racine si bien adaptée à ces nouvelles fonctions qu'elle ne subira plus grande modification dans la série végétale.

(1) Costantin : *Les végétaux et les milieux cosmiques*, Paris, 1898.

Nous pouvons encore saisir la nature sur le fait en étudiant certaines Cryptogames vasculaires telles que les *Psilotum*, les *Tmesipteris* (1), les *Selaginella* (2), etc. ; il devient, après cela, évident que la racine n'est pas un organe nouveau, né de toutes pièces ; elle provient d'une modification de la tige ordinaire des Cryptogames vasculaires ; celle-ci est devenue rhizome produisant des poils absorbants, puis racine.

La plante est alors complète ; elle est organisée pour tirer parti des deux modes de nutrition qu'elle possède. La nutrition superficielle prend une importance de plus en plus grande ; les liquides nutritifs puisés dans le sol par un nombre immense de poils absorbants sont portés aux feuilles par les canaux du bois ; la sève qui s'élabore dans les feuilles sous l'influence de la nutrition holophytique et avec le concours de ces liquides, est distribuée ensuite par les canaux du liber dans toute la plante.

En présence de cette organisation merveilleuse du sporophyte, on est amené tout naturellement à n'accorder qu'une importance relative aux gamétophytes ♂ et ♀ ; cela ne doit cependant pas nous faire oublier que, chez les ancêtres de nos plantes actuelles, les gamétophytes constituaient et constituent encore des individualités semblables aux sporophytes.

Nous ne devons pas oublier également que lorsque nous parlons de plantes mâles, de plantes femelles et de plantes hermaphrodites, cela n'a pas la signification que l'on y attache chez les animaux. Cela tient à ce que les animaux supérieurs ne possèdent que le stade gamétozoaire : on dit qu'ils sont hermaphrodites, par

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur la Morphologie et l'Anatomie des Tmesipteris* (Le Botaniste, 2e série, p. 163-223, pl. IX-XV).

(2) P.-A. Dangeard : *Essai sur l'Anatomie des Cryptogames vasculaires* (Le Botaniste, 1re série, p. 211-270, pl. IX-XIII).

exemple, lorsqu'ils possèdent à la fois des œufs et des spermatozoïdes ; une plante hermaphrodite est celle qui fournit à la fois des gamétozoaires ♂ et des gamétozoaires ♀ ; les gamétozoaires hermaphrodites, qui correspondent aux animaux hermaphrodites, n'existent plus chez les plantes supérieures ; ils ont disparu avec les Cryptogames vasculaires et les Muscinées ; on ne rencontre plus chez les Gymnospermes et les Angiospermes que des gamétozoaires unisexués.

Cette profonde différence entre les végétaux et les animaux supérieurs n'est pas en général suffisament connue même parmi ceux qui s'occupent de sciences naturelles. Chez les animaux, ce sont les gamétozoaires ♂ et les gamétozoaires ♀ qui ont évolué et atteint le perfectionnement maximum que nous connaissons ; chez la plante, l'évolution a porté sur des sporophytes qui n'existent pas tout au moins chez l'animal supérieur ; les gamétophytes ♂ et les gamétophylles ♀ *diffèrent peu du stade ancestral :* l'histoire du développement nous prouve que ces derniers représentent cependant des individualités distinctes au même titre que le mâle et la femelle chez les animaux supérieurs ; mais leur organisation est restée primitive et leur vie éphémère.

Les relations qui se sont établies entre les gamétophytes et le sporophyte d'une même plante sont en tout semblables à celles qui existent entre un hôte et son parasite : on constate qu'il y a eu inversion, au courant de l'évolution. Le sporophyte a commencé par vivre en parasite sur le gamétophyte femelle ; plus tard, ce sont les gamétophytes qui sont devenus parasites sur le sporophyte : ce sont là de simples phénomènes d'adaptation réciproque assez semblables à ceux qui nous sont offerts par certains champignons parasites.

Dans les pages qui précèdent, nous avons essayé de fournir une réponse à un certain nombre de questions

relatives à l'évolution dans la série végétale ; nous avons vu comment l'influence du mode de nutrition dominait toute la morphologie de la plante, depuis les Champignons et les Algues jusqu'aux plantes supérieures ; nous avons montré de quelle façon les différences dans le mode de nutrition réagissaient sur la croissance en la modifiant et se traduisaient par une destinée différente des éléments cellulaires, etc.

Là ne se borne pas cependant le rôle de la nutrition ; on peut en effet y rattacher les phénomènes de sexualité avec toutes les conséquences qui en résultent dans l'évolution de la plante et de l'animal.

L'autophagie sexuelle (1).

La sexualité n'est pas une propriété du protoplasma primitif ; les espèces les plus inférieures ne se reproduisent qu'asexuellement ; elle a donc une cause naturelle qu'il y a lieu de rechercher.

Pour trouver la solution de cet important problème on a déjà, il est vrai, considéré les phénomènes de nutrition.

Y. Delage, s'occupant de la signification de la fécondation, cite l'opinion de Van Rees (2) qui « pense que la fécondation n'a été rien autre chose au début, lorsqu'elle était encore réduite à la conjugaison, que l'acte de manger un individu d'espèce semblable ou voisine (3) ».

Edmond Perrier attribue la nécessité d'une fécondation au fait que le nombre des chromosomes est réduit de moitié dans les éléments sexuels ; il cherche la cause de

(1) L'expression d' « autophagie » est prise ici au sens le plus large, pour caractériser l'incorporation de protoplasmes de composition identique ; elle exclut l'idée de tout résidu excrémentitiel.

(2) Van Rees : *Over oorsprong en beteekenis der sexuelle voortplanting en over den directen invloed van den voedingst toestand op de celdeeling,* Amsterdam, 1887.

(3) Y. Delage : *loc. cit.*, p. 323.

cette réduction dans une usure produite par la nutrition. « Du fait que les éléments sexuels ont été primitivement semblables il résulte que *l'explication de leurs caractères communs, en particulier de la réduction du nombre de leurs chromosomes, doit s'appliquer à l'un comme à l'autre.* Cette explication pour la phase où les deux éléments sont encore semblables et pour l'élément femelle se déduit clairement des faits déjà connus. L'élément femelle est caractérisé par l'abondance du protoplasme qui entoure son noyau, par la richesse de ce protoplasme en substances nourricières. Or il résulte des recherches de M. Maupas sur les infusoires que la production du protoplasme et des matériaux de réserve est sous la dépendance de la substance des chromosomes, et qu'à ce travail cette substance s'use au point que son renouvellement devient au bout d'un certain temps nécessaire (rajeunissement karyogamique). Le noyau des éléments reproducteurs n'échappe pas à cette loi : il s'use, et c'est au cours de l'expulsion de ces parties usées que s'effectue par l'expulsion des *globules polaires* ou *corpuscules de rebut* la réduction du nombre des chromosomes de l'œuf. Un élément reproducteur riche en matériaux nutritifs n'ayant plus qu'un noyau usé ou réduit est incapable d'évoluer; de là la nécessité de la conjugaison ou de la fécondation qui restaure le noyau (1). »

Ainsi donc, d'après ce savant, la réduction du nombre des chromosomes est le résultat d'une usure produite par la nutrition ; elle entraîne la nécessité d'une conjugaison ou d'une fécondation. A notre avis, c'est le phénomène inverse qui a eu lieu ; la réduction du nombre des chromosomes n'est qu'une *conséquence* de la sexualité.

Le Dantec a de son côté cherché à établir une relation

(1) Edmond Perrier : *Remarques au sujet de la communication de M. Le Dantec* (Comptes rendus, Acad. Sc., 17 janvier 1898).

entre le sexe et la dissymétrie moléculaire (1) ; ce n'est pour l'instant qu'une hypothèse ingénieuse. « Il faudra, dit-il, étudier au point de vue de la dissymétrie moléculaire, les aliments qu'utilisent les deux sexes ; mais une nouvelle difficulté s'introduira dans cette étude, aussi bien que dans celle des produits excrémentitiels mâles et femelles, parce que, sauf peut-être dans les éléments sexuels, il y aura dans tous les plastides du corps un *mélange* de substances droites et gauches. En effet, même si l'on suppose que l'un des types de substance existe à l'état de pureté dans les éléments sexuels mâles et l'autre type dans les éléments femelles, l'œuf fécondé et, par suite, tous les tissus qui en dérivent, contiendra forcément, en vertu du phénomène même de la fécondation, un mélange de substances des deux types ; ce sera donc seulement la *prépondérance* de l'un ou l'autre type dans les tissus d'un être qui déterminera son sexe, et les substances alimentaires et excrémentitielles ne différeront pour les deux sexes que quantitativement. »

L'opinion de Van Rees n'a pas reçu jusqu'ici de la part des naturalistes l'accueil qu'elle méritait ; nous allons la reprendre, essayer de l'établir sur une base solide pour en tirer ensuite toutes les conséquences qu'elle comporte.

Depuis longtemps, nous avons admis que les organismes primordiaux jouissaient de la propriété de pouvoir introduire à l'intérieur de leur protoplasma des aliments solides ; nous avons même essayé de montrer comment la nutrition superficielle, commune aux végétaux, avait pris naissance par une modification de la nutrition animale : nous venons de voir quelle a été l'influence de ce mode de nutrition dans l'évolution de la plante; on pourrait faire un semblable travail en ce qui concerne les animaux.

(1) F. Le Dantec : *Sexe et dissymétrie moléculaire* (Comptes rendus, Acad. Sc., 17 janvier 1898).

Bornons-nous à établir les relations qui existent entre la nutrition animale, propriété primitive du protoplasma, et la sexualité.

Les organismes primordiaux possédaient apparemment des protoplasmes peu dissemblables ; ils se sont nourris les uns aux dépens des autres jusqu'à ce que le protoplasma ait acquis par degrés, d'abord la propriété de pouvoir incorporer le protoplasma mort, puis celle de l'utiliser en solution ; un nouveau perfectionnement lui a permis de se reconstituer de toutes pièces aux dépens des substances inorganiques. Nous connaissons les objections qui peuvent être faites à cette manière de voir : l'étude de la filiation des organismes inférieurs nous montre cependant assez nettement que les Champignons et les Algues ont pris naissance parmi le groupe des Flagellés qui possèdent une nutrition animale ou saprophytique ; les Flagellés eux-mêmes ont eu pour ancêtres des Rhizopodes à nutrition animale.

La nutrition animale n'était au début qu'une sorte d'incorporation directe ; s'effectuant entre des protoplasmes de composition identique, elle n'exigeait pas de travail digestif compliqué ; aussi n'observait-on pas de résidus excrémentitiels ; ceux-ci n'ont apparu que plus tard, alors que la composition des protoplasmes était devenue très différente.

Ce que nons avançons là n'est pas une simple vue de l'esprit ; la formation des plasmodes qui a lieu encore dans les organismes primordiaux, tels que les Vampyrelles, les Monadinés zoosporées, etc., rappelle ce qu'était l'incorporation directe du protoplasma. On peut encore la produire expérimentalement ; il suffit d'isoler par mérotomie une portion plus ou moins considérable du protoplasma de la *Gromia fluviatilis* par exemple. « Il arrive souvent qu'au bout d'un certain temps les pseudopodes de l'être nucléé viennent au contact de ceux de la masse isolée.

Quand cela a lieu après quelques instants seulement de séparation, la soudure est immédiate. La masse sarcodique totale s'est accrue d'une certaine quantité de substance *ayant la même constitution qu'elle :* c'est un cas de *nutrition* indéniable, puisqu'il y a eu *addition;* c'est un cas de nutrition *directe,* puisque la substance ajoutée n'a pas besoin d'être modifiée en quoi que ce soit avant de faire corps avec le sarcode total dont elle ne change pas la composition (1). »

L'autophagie est donc une propriété primitive du protoplasma ; on la trouve encore dans la formation des plasmodes et on peut la produire expérimentalement.

Ce mode de nutrition est forcément très imparfait; il ne peut guère servir qu'à rétablir l'équilibre entre des protoplasmes de vigueur différente; il permet encore, par une déviation de sa signification ordinaire, aux nombreuses zoospores des Myxomycètes, de s'unir en larges plasmodes ; son rôle est cependant très effacé.

Il a suffi de quelques circonstances que nous allons chercher à préciser pour transformer cette autophagie indifférente en autophagie sexuelle.

D'un côté, l'autophagie primitive s'est modifiée en nutrition ordinaire qui a permis aux Protistes de se manger entre eux, alors même qu'ils appartenaient à des espèces fort différentes : ces Protistes sont arrivés à utiliser les éléments des substances inorganiques, et à partir de ce moment la persistance de la vie se trouvait assurée à la surface du globe; il fallait toutefois pour cela que l'aliment ne fît jamais défaut.

Or, nous savons qu'il n'en a pas été ainsi ; le milieu nutritif s'épuise ou se dessèche : de longues périodes de

(1) F. Le Dantec : *Etudes biologiques sur les Rhizopodes lobés et réticulés d'eau douce* (Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, t. XXVI, 1894, p. 84).

jeûne se sont produites à de fréquents intervalles dans le développement des espèces ; nous avons vu précédemment, p. 14-16, comment, dans ces conditions, l'autophagie primitive est devenue autophagie sexuelle.

Celle-ci ne se borne plus à une simple incorporation de protoplasmes qui n'a d'autre résultat que de réaliser un équilibre assez indifférent ; les deux individus qui se mangent réciproquement fusionnent leurs noyaux en un seul ; il y a en même temps une condensation du protoplasma.

On peut comparer le profit immédiat que l'espèce retire de cette combinaison à celui que produit la réunion de deux domaines voisins en un seul, dans un moment de crise agricole ; les frais généraux ayant diminué, le propriétaire arrive à réaliser des bénéfices, alors que précédemment la situation se réglait par un déficit.

En résumé, nous considérons la reproduction sexuelle comme n'étant qu'une *modification* de l'autophagie primitive ; son apparition a été déterminée par une *interruption* dans la nutrition ordinaire.

Cette manière de voir, qui n'avait probablement jamais été jusqu'ici formulée dans ces termes, permet de comprendre un certain nombre de faits qui se rattachent à cette question de la sexualité.

1° L'autophagie sexuelle étant une variation fixée sous l'influence des nécessités de la nutrition, on s'explique que les organismes inférieurs soient dépourvus de sexualité ; ils ne possèdent que des plasmodes.

2° L'autophagie sexuelle une fois établie s'est conservée dans l'évolution des espèces animales et végétales avec ses mêmes caractères essentiels. Cela tient à une parenté commune des Métazoaires et des Chlorophytes avec les Flagellés ; quelques déviations de peu d'importance se sont produites dans les Champignons qui ont la même origine que les groupes précédents et dans les Infusoires dont la filiation est moins nette.

3° L'autophagie sexuelle et la nutrition animale représentent des modifications de l'autophagie primitive : elles ont conservé des caractères communs ; il y a incorporation de protoplasma dans un autre ; l'affinité qui préside à la réunion des éléments reproducteurs rappelle celle qui permet à un organisme de faire un choix dans ses aliments ; elle rappelle aussi l'attraction qui dirige un parasite vers son hôte.

4° Dans les organismes pluricellulaires, la nutrition ordinaire et l'autophagie sexuelle ont subi une localisation parallèle ; certaines cellules ont seules continué à remplir le rôle qui, dans les êtres unicellulaires, incombait à la cellule tout entière.

Chacun de ces points mériterait d'être développé longuement. Si, comme nous le pensons, la reproduction sexuelle a bien la signification que nous lui attribuons, les opinions formulées jusqu'ici sur le but de la fécondation doivent être toutes plus ou moins modifiées. Ainsi, il n'y a pas lieu de s'arrêter à l'explication de Spencer d'après laquelle le but principal de la reproduction sexuelle est d'occasionner un nouveau développement en détruisant cet état d'équilibre approximatif où sont arrivées les molécules des organismes procréateurs ; il n'est pas plus exact, semble-t-il, de penser avec Boveri que le but de la fécondation est d'apporter à l'œuf avant tout un centrosome et accessoirement la chromatine du noyau mâle ; la nécessité de la conjugaison ou de la fécondation n'est pas davantage une conséquence de la réduction du nombre des chromosomes, ou d'une dissymétrie moléculaire.

A la suite des belles recherches de Fol (1) sur les Echinodermes et de Guignard sur les Phanérogames (2), on a

(1) H. Fol : *Le quadrille des centres, un épisode nouveau dans l'histoire de la fécondation* (Archiv. des sc. phys. et nat., Genève, t. XXV, 1891).

(2) L. Guignard : *Nouvelles études sur la fécondation* (Ann. des sc. natur., Bot., t. XIV, 1891).

défini la fécondation : la fusion de deux *demi-noyaux* et de quatre *demi-centrosomes* en un seul noyau et deux centrosomes. Le rôle des centrosomes a été fort discuté ; il semble même, d'après de récents travaux, que leur présence est loin d'être constante (1) ; nous pouvons les passer sous silence pour reporter notre attention sur les noyaux copulateurs.

Le fait que les noyaux sexuels renferment chez les plantes supérieures et les Métazoaires un nombre moitié moindre de chromosomes que les noyaux des cellules ordinaires, devait conduire logiquement à les considérer comme des demi-noyaux ; on a vu ensuite tout naturellement dans cette structure incomplète la cause de la conjugaison et de la fécondation : or, si l'on adopte nos idées sur l'évolution de la sexualité, l'interprétation de tous ces phénomènes change et devient beaucoup plus compréhensible.

Les deux individus copulateurs ont, dans l'autophagie sexuelle, mélangé leurs noyaux en un seul ; rien n'autorise à penser que ces noyaux avaient un nombre de chromosomes inférieur à celui des parents ; on pourrait tout au plus, comme on l'a fait, invoquer une usure de la chromatine due à la nutrition ; mais elle n'expliquerait en rien la réduction chromatique qui porte à la fois sur le *nombre* des chromosomes et sur la *quantité* de nucléine qu'ils renferment.

Selon nous, les noyaux copulateurs sont des noyaux ordinaires et le noyau sexuel est un *noyau double*.

Dès lors, on comprend la nécessité d'une réduction chromatique ; sans elle, le nombre des chromosomes doublerait à chaque génération. S'il est naturel de penser qu'elle s'est d'abord effectuée à la germination de l'œuf,

(1) David Mottier : *Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwickelung des Embryosachs* (Pringsheim's Jahrbücher für wiss. Botanik. Bd. XXXI, Heft 1, 1897).

il n'y a rien d'invraisemblable à admettre qu'elle s'est ensuite reportée, dans le courant de l'évolution, à un autre stade du développement, si ce retard s'est trouvé avantageux pour l'organisme.

Quel que soit l'endroit où cette réduction s'opère, elle présente en général les mêmes caractères ; à la prophase, le noyau double ne présente plus que le nombre normal n de chromosomes, au lieu de $2\ n$ qu'il avait au stade de repos ; il est naturel de supposer que les chromosomes se sont unis par couples. Deux divisions indirectes de ce noyau double répartissent la nucléine sur quatre noyaux, ce qui fait que ces derniers ont la structure normale et primitive du noyau de l'espèce.

Il ne paraît nullement nécessaire *a priori* que la réduction chromatique s'effectue d'une manière identique chez les animaux et chez les végétaux ; l'autophagie sexuelle a déterminé chez les uns et chez les autres la formation d'un noyau double ; ce noyau doit revenir à sa structure primitive, il est vrai ; mais un même résultat est atteint souvent par des moyens bien différents. Puisque la réduction chromatique, au lieu de constituer la raison d'être de la reproduction sexuelle, n'en est qu'une conséquence, la question de sa similitude chez les animaux et les plantes perd de son importance. Aussi bien n'est-on pas d'accord parmi les naturalistes : les uns tendent à exagérer les différences qui peuvent exister (1) ; d'autres cherchent à les effacer presque entièrement (2). La question n'est pas d'un intérêt capital ; on peut observer dans les végétaux des modifications qui portent principalement sur le mode de répartition de la nucléine du noyau ordinaire ; le nombre des bipartitions du noyau de l'œuf ou de

(1) V. Haecker : *The reduction of the chromosomes in the sexual cells as described by botanits* (Annals of Botany, t. IV, p. 95).

(2) Moore : *On the essential similarity of the process of chromosome reduction in animals and plants* (Id., p. 431).

la cellule-mère n'est pas en effet aussi constant que l'indique la théorie ; il suffit de se rappeler d'une part le mode de germination de l'œuf chez beaucoup de champignons, en particulier les Ascomycètes, et d'autre part le mode de formation de la macrospore dans les Phanérogames.

L'existence d'une double bipartition fournit cependant en général un caractère précieux et d'observation facile pour déterminer dans le développement le moment où s'opère la réduction chromatique ; celle-ci s'étant produite, au début, dans l'œuf, le caractère en question peut servir de guide dans la recherche de la reproduction sexuelle. Prenons par exemple les Champignons supérieurs ; avant nos travaux, on pensait qu'ils étaient dépourvus de sexualité ; l'existence d'une double bipartition amenant la formation de quatre spores sur le promycèle ou la baside aurait pu faire supposer que ces organes provenaient de la germination de l'œuf ; on aurait été dans le vrai. Il suffit, pour s'en convaincre, de parcourir les divers mémoires que nous avons consacrés à la reproduction sexuelle des Ustilaginées, des Protobasidiomycètes et des Basidiomycètes (1). Il était réservé à notre ancien élève Sappin-Trouffy d'établir l'existence de la réduction chromatique dans l'œuf et le promycèle des Urédinées (2). C'est encore, à l'heure actuelle, le seul exemple connu dans le groupe des Cryptogames cellulaires, Algues et Champignons.

Il y a pourtant un autre cas qui présente sans doute la même signification. En effet, Klebahn (3) a fait des observations très complètes sur la germination des zygospores dans les genres *Closterium* et *Cosmarium*, et

(1) Consulter : *Le Botaniste*, série III-V.

(2) Sappin-Trouffy : *Recherches histologiques sur les Urédinées* (Le Botaniste, 5e série, décembre 96).

(3) Klebahn : *Studien über Zygoten* (Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXII).

Hertwig a pu les interpréter de la façon suivante : « Chez les Desmidiacées, il s'opère après la fécondation une réduction de la substance nucléaire, qui ramène à la quantité normale la masse de substance nucléaire doublée par la copulation de deux noyaux complets. Le noyau conjugué, au lieu de se diviser en deux noyaux-filles égaux, se divise par deux divisions consécutives immédiatement en quatre noyaux petites-filles égaux ; mais le corps protoplasmique de la zygote ne se divise qu'en deux moitiés et chacune d'elles ne renferme qu'un noyau actif, tandis que deux des quatre noyaux petites-filles disparaissent comme étant devenus superflus (1). »

Klebahn n'a pas vu la réduction du nombre des chromosomes qui doit sans doute précéder la double bipartition du noyau sexuel.

Néanmoins il est établi d'une façon certaine que la réduction chromatique peut s'opérer à la germination de l'œuf ; ce n'est donc pas elle qui détermine la nécessité de la fécondation. Dans ce premier cas, la plante dans tout son développement, dans ses sporophytes comme dans ses gamétophytes, possède des noyaux ayant la structure primitive et normale ; il est encore impossible de dire actuellement jusqu'à quel point cette disposition est générale dans les Thallophytes.

Dans les Cormophytes, la réduction chromatique a été retardée ; elle se trouve reportée soit sur le sporogone dans les Muscinées, soit sur le sporophyte dans les Cryptogames vasculaires et les Phanérogames ; ce sont les cellules-mères des spores qui, dans le sporange, se comportent comme l'œuf des Urédinées ou la zygospore des Desmidiacées ; elles fournissent chacune quatre spores dans lesquelles le noyau est revenu à la structure primi-

(1) O. Hertwig : *La cellule et les tissus*, traduction C. Julin, Paris, 1894, p. 263.

tive et normale. Si la cause invoquée par Edmond Perrier pour expliquer la réduction chromatique était exacte, elle s'appliquerait aux végétaux ; d'après ce savant, « un élément reproducteur riche en matériaux nutritifs n'ayant plus qu'un noyau usé ou réduit est incapable d'évoluer ; » or nous savons que les spores vont donner naissance à des gamétophytes, sans que le nombre des chromosomes varie ensuite jusqu'à l'anthérozoïde ou l'oosphère.

L'existence d'une réduction chromatique précédant la formation des spermatozoïdes et des ovules dans les Métazoaires n'implique nullement chez ceux-ci la présence d'un stade sporophyte comparable à celui des plantes supérieures, comme certains naturalistes seraient tentés de l'admettre (1). Les générations alternantes des Ptéridophytes et des Phanérogames dérivent directement d'un stade ancestral ; la même démonstration ne saurait être faite pour les Métazoaires. Lorsque ceux-ci présentent dans leur développement des générations alternantes, il ne s'agit que de générations formées par adaptation secondaire comme celle des Urédinées parmi les Champignons.

Remarquons en terminant que chez les animaux comme chez les végétaux ce sont les générations ayant des cellules à noyau double qui ont réagi d'une façon heureuse et durable sous l'influence des divers facteurs de l'évolution ; on ne saurait voir là une coïncidence fortuite. Nous avons vu quel avait été le rôle du mode de nutrition dans l'évolution de la plante ; celui de l'autophagie sexuelle a persisté en l'absence de la cause première qui a provoqué son apparition ; le retard qui s'est produit dans la réduction chromatique a donné à l'organisme une sensibilité d'adaptation qui a permis la transformation graduelle et ininterrompue des espèces.

(1) J. Beard : *On the phenomena of reproduction in animals and plants* (Annals of Botany, t. IX, 1895. — J. Beard et J.-A. Murray : *Reducing division in metazoan reproduction* (Id.).

Poitiers. — Typ. Oudin et Cie.